ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ

1971 № 1

УДК 581.4

В. А. КРАСИЛОВ

ЭВОЛЮЦИЯ И СИСТЕМАТИКА ХВОЙНЫХ

(критический обзор)

Большинство признаков, характерных для хвойных, проявляется и в других группах голосеменных. Хвойные обладают рядом ангиоспермоидных признаков. Это свидетельствует о единстве всех семенных растений. Высказывается предположение о гомологии эпиматия и купулы птеридоспермов. Кониферoидный уровень организации был, вероятно, достигнут независимо несколькими группами палеозойских голосеменных. Семейство Lebachiaceae является специализированной группой и ближе к кордаитовым, чем к хвойным. Ароморфоз хвойных в основном завершился в триасе, в дальнейшем они развивались в плане идиоадаптации. Теория Флорина о независимом развитии хвойных северного и южного полушарий не находит подтверждения в их мезозойской и кайнозойской истории.

Ни одной группе растений не удавалось сохранить экологический статус доминантов растительного покрова так долго, как хвойным: они выступают в этой роли уже более 250 миллионов лет. Образованные ими формации занимали заметное место в позднепалеозойском растительном покрове, получили глобальное распространение в мезозое и не утратили своего значения и в наши дни. Неослабевающий интерес палеоботаников к этой группе растений вполне понятен, с ее изучением связано одно из самых блестящих достижений палеоботаники — теория эволюции сложного мегастробила, разработанная Р. Флорином (Florin, 1951). Ископаемые хвойные — классический объект микроскопических исследований. Первые в истории палеоботаники микротомные срезы были получены Р. Зейллером для хвойного Frenelopsis в 1882 г. Кутикулы хвойных интенсивно изучались уже в начале XX в. Собрано немало ценных сведений, однако многие вопросы таксономии хвойных и филогенетические гипотезы еще не аргументированы с точки зрения палеоботаники. Задача настоящего очерка — привлечь внимание к этим проблемам. Более подробные сведения по отдельным вопросам читатель найдет в обзорных работах, посвященных ксилотомии (Greguss, 1955; Schultze-Motel, 1962), васкуляризации листьев (Namboodiri and Beck, 1968), морфологии листьев (De Laubenfels, 1953) строению эпидермиса (Florin, 1931), мегастробилам (Florin, 1954), гаметофитам (Maheshwari and Singh, 1967), эмбриогенезу (Roy Chowdhury, 1962), репродуктивным структурам (Konar and Oberoi, 1969).

ХАРАКТЕРНЫЕ ПРИЗНАКИ И ПОЛОЖЕНИЕ В СИСТЕМЕ

Современные хвойные не отличаются разнообразием жизненных форм. Это деревья с конусовидной кроной или кустарники. Гигант растительного мира Sequoia (высота до 110 *м*) по размерам немного уступает лишь некоторым эвкалиптам. Отмечаются случаи паразитизма хвойных (Podocarpus ustus с Новой Каледонии). Листья хвойных четырех типов (Laubenfels, 1953): 1) короткие изогнутые, в сечении четырехугольные (Araucaria sect. Eutacta, Cryptomeria, Dacrydium, Acmopyle, Podocarpus sect. Dacry-

carpus, Picea sect. Eupicea и др.); 2) линейные или ланцетные, бифациальные (Taxaceae, Cephalotaxus, Keteleeria и др.); 3) чешуевидные (Cupressaceae, Dacrydium, Pherosphaera, Athrotaxis и др.); 4) широкие, многонервные, как у кордаитов (Araucaria, Agathis, Podocarpus sect. Nageia). Для кипарисовых характерны декуссатные листья — особенность, сближающая их с гнетовыми. Вследствие уплощения побегов листья кипарисовых диморфны (фациальные и латеральные). Срастание листьев со стеблем (Pseudotsuga, Keteleeria, Abies, роды с чешуевидными листьями) и между собой (Sciadopitys, Libocedrus) — особенность, которую хвойные разделяют с покрытосеменными. Филлокладии имеются у подокарповых и, возможно, у некоторых вымерших кипарисовых. У Dacridium и Acmopyle наблюдается билатеральное уплощение листьев (в отличие от обычного бифациального). У Abies, Tsuga, Pseudotsuga и палеозойских хвойных встречаются листья с раздвоенной верхушкой. Taiwania, Cunninghamia, Pinus, Tsuga, Picea, Elatides и некоторые палеозойские роды имеют листья с микроскопическими краевыми зубчиками или волосками. Листья опадают у Larix и Pseudolarix. Однолетние побеги образуются у Metasequoia, Glyptostrobus и Taxodium. Регулярное сбрасывание побегов наблюдается у Agathis. Брахибласты араукарии, сосны и других опадают через несколько лет.

Стробилы хвойных, как правило, однополые, изредка (аномальные) двуполые. Микростробилы простые, редко сложные (у подокарповых, тиссовых, Sciadopitys), небольших размеров (крупные у араукариевых), микроспорофиллы с абаксиальными спорангиями, реже периспорангиатные, как у мезозойских гинкговых (Voltzia, Cephalotaxus и Taxaceae). На одном спорофилле до 20 (чаще 2—6) спорангиев с многослойной стенкой. Пыльцевые зерна Athrotaxis без дистальной апертуры (Konar and Oberoi, 1969). Микрогаметофиты с различным числом проталлиальных клеток (до 40 у Araucariaceae, отсутствуют у Cupressaceae и Taxaceae).

В отличие от кордаитов, хвойные имеют обильно разветвленные пыльцевые трубки, как у цикадовых. Пыльцевые трубки Agathis, обладающие мощной эрозионной способностью, пронизывают ткани оси стробила и чешуи, преодолевая расстояние между нею и нуцеллусом (протосифоногамия по Р. Томсону). Крупные, как у цикадовых, спермии имеют араукариевые и Sequoia. Нередко оба спермия входят в архегоний, а у Agathis наблюдалось даже двойное оплодотворение с образованием двух зигот в архегонии (Eames, 1913).

Мегастробилы лебахиевых очень похожи на их же побеги предпоследнего порядка (см. Florin, 1938, табл. VII—VIII, фиг. 6, 8), брактеи идентичны листьям этих побегов (типа Gomphostrobus), длина колеблется в широких пределах, проксимальная часть стерильна (иногда также дистальная часть: «проросшие» шишки Ernestiodendron filiciforme). Эти структуры лишь условно можно назвать стробилами. Они гомологичны побегам Trichopitys, которые В. Циммерман считает прототипом женского «соцветия» хвойных, а Флорин относил к гинкговым. Фертильные структуры развиваются в положении стерильных побегов последнего порядка. Они немного длиннее брактеи, радиально симметричны и несут до 15 чешуй. В отличие от соответствующих структур Trichopitys, которые целиком фертильны, здесь лишь одна или две чешуи завершаются прямым семезачатком (однако у Walchia arnhardtii все чешуи фертильны и семезачатки обращенные). В элементарном стробиле более поздних хвойных брактея и семенная чешуя изредка имеют одинаковое развитие (некоторые Athrotaxis), чаще одна из них развита сильнее (брактея у араукариевых, Cunninghamia и др.; семенная чешуя у Athrotaxis cupressoides и др.). При полном слиянии брактея и семенная чешуя неразличимы («аплоспорофильные» Agathis, Athrotaxis selaginoides и др.). Семезачатки лебахиевых платиспермические, покров сверху надрезан, обнажая верхушку нуцеллуса (как у семезачатка Agathis во время опыления). Клетки в этом месте папиллообразно вздуты и напоминают рыльцевую ткань. Рыльцеподобные нуцеллярные клювики

описаны у Stachyotaxus и Saxegothea. Нуцеллус частично слит с интегументом (свободен до основания у Stachyotaxus, Callitris, Juniperus, Agathis, Araucaria, Dacrydium, Cunninghamia). У подокарповых интегумент иногда срастается с эпиматием, а этот последний — с брактеей (Dacrycarpus). Е. Синнот (Sinnot, 1913) считает, что фертильный комплекс араукарии образовался слиянием эпиматия с брактеей (верхушечный вырост эпиматия образует лигулу). У Araucaria bidwillii эпиматий сохранился на адаксиальной стороне семени, тогда как на абаксиальной стороне он редуцирован. Такая же асимметричная редукция покровов семени наблюдается у некоторых покрытосеменных. Васкуляризация шишечной чешуи A. bidwillii напоминает примитивный плодолистик. Нераскрывающиеся чешуи других араукарий аналогичны плоду-семянке.

Мегагаметофит подокарповых, тиссовых и головчатотиссовых на ранней стадии развития имеет апикальный выступ (tent pole), характерный для проталлиев цикадовых и гинкго. М. Фавр-Дюшартр сопоставляет гаметофит Torreya с зародышевым мешком цветковых (Favr-Ducharter, 1964). Podocarpus sect. Stachycarpus имеет самые крупные архегонии (2 *мм*). Характерная особенность таксодиевых и кипарисовых (изредка наблюдалась и у других хвойных) — образование апикальных, латеральных, а также изредка халазальных архегониальных комплексов, окруженных общей обкладкой. Такие же архегониальные комплексы имеет Epherda. Редукция архегониев у некоторых родов выражается в сокращении числа клеток шейки до двух и отсутствии (или эфемерном характере) вентральной канальцевой клетки. Признаки редукции архегониев открывают возможность сопоставления с гнетовыми и покрытосеменными. Аналогия с покрытосеменными проявляется также в прорастании пыльцевых зерен араукариевых (иногда также кипарисовых, Saxegothea и Tsuga) не на нуцеллусе, а не чешуе мегастробила. В эмбриогенезе Sequoia выражен ангиоспермоидный признак — отсутствие ценоцитной стадии (образование клеточной стенки уже после первого деления зиготы). У араукариевых, в отличие от других хвойных, нет полиэмбрионии, и некоторые эмбриологические особенности (образование зародышевого колпачка и др.) совпадают с таковыми Cycas и Zamia (Roy Chowdhury, 1962).

Концепция филлоспермии и стахиоспермии породила сомнения в генетическом единстве класса голосеменных. Ч. Арнольд (Arnold, 1948) утверждал, что этот класс включает неродственные группы, искусственно объединенные чересчур заинтригованными наготой семян систематиками. Однако трудно назвать признаки, которые были бы свойственны только одной группе голосеменных. В строении органов, модусах эволюции, рядах изменчивости всех групп явственно проступает гомология, свидетельствующая о близком родстве (Кронквист, Тахтаджян и Циммерман, 1966). С учетом ископаемых форм границы между порядками голосеменных становятся менее резкими. Podozamites, Cycadocarpidium, Drepanolepis, Pseudotorellia и другие ископаемые орган-роды демонстрируют своеобразное сочетание конифероидных, гинкгоидных и цикадеоидных признаков. Все это заставляет заподозрить преувеличение филогенетической дистанции между порядками и искусственный характер разграничения филлоспермид и стахиоспермид.

Многочисленные «ангиоспермоидные» черты хвойных, возможно, указывают на более близкое родство между ними и покрытосеменными, чем обычно допускается.

КЛАССИФИКАЦИЯ

К хвойным относятся 57 ныне живущих и около 150 вымерших родов (орган-родов). Большинство авторов признает семь современных семейств: Araucariaceae, Podocarpaceae, Pinaceae, Taxodiaceae, Cupressaceae, Cephalotaxaceae, Taxaceae и вымершие семейства Lebachiaceae, Voltziaceae, Palissiaceae, Cheirolepidiaceae, Cycadocarpidiaceae. Некоторые возводят в ранг

семейства роды Sciadopitys, Amentotaxus, Austrotaxus, Diselma и Fitzroya.

Однако главные противоречия возникают вокруг вопроса о полифилетизме хвойных и о подразделениях рангом выше семейства. Основываясь на строении мегастробилов, хвойные подразделяют на две группы: Pinales (араукариевые, сосновые, таксодиевые, кипарисовые) и Taxales (подокарповые, головчатотиссовые, тиссовые). Эта классификация отражает лишь степень редукции мегастробила и, вероятно, не имеет генетической основы. А. Сьюорд выделил порядок Araucariales, а М. Шадефо — Cycadocarpidiales (Wielandiales по Ф. Немейцу). Более популярны идеи А. Пулле, выделившего пять порядков — Araucariales, Podocarpales, Pinales, Cupressales, Taxales, и особенно Флорина, отчленившего Taxales (в отличие от Пулле, Сахни и других, без Cephalotaxus) от Coniferales, причем последняя группа включает два ствола — южные хвойные (некоторые палеозойские роды, араукариевые, подокарповые) и северные хвойные (остальные семейства). Выдвинув теорию о двух стволах при изучении ископаемых хвойных Чили, Флорин развил ее в большой монографии о распространении хвойных, используя для подтверждения своих взглядов данные Р. Крейзеля по древесинам и Р. Купера по пыльце (Florin, 1963). Сейчас эта теория имеет как приверженцев (Just, 1952), так и противников (Красилов, 1967; Buchholz, 1948; Ferguson, 1967). Для ее обсуждения нам необходимо рассмотреть некоторые новые данные по истории отдельных родов и семейств. Попутно мы коснемся и других, более частных, вопросов классификации. Хвойные северного и южного полушарий мы будем называть соответственно северными и южными с учетом того факта, что полуостров Индостан вплоть до эоцена был флористически тесно связан с южным полушарием.

Систематика палеозойских хвойных наталкивается на большие трудности, связанные с той неопределенностью общей характеристики порядка хвойных, о которой мы говорили выше. К северной группе относят Lebachiaceae, известных в позднем палеозое Западной Европы, Донбасса, Тунгусского бассейна, Джунгарии, Прикамья и Приуралья. Один из важнейших центров их распространения, возможно, находился в Приуралье (Мейен, 1969а). Пермские отложения здесь содержат исключительно обильную пыльцу хвойных (Зауэр, 1965). Американские лебахиевые изучены хуже европейских, но представляется, что они даже более разнообразны (побеги от Elatocladus-подобной Walchia whitei Florin до Brachyphyllum-подобной Walchia dawsonii D. White). Однако если учесть, что: 1) у лебахиевых нет типичной для хвойных семенной чешуи, их мегастробилы и семена (Cordaicarpus) в принципе не отличаются от мегастробилов и семян кордаитов; 2) пыльца лебахиевых и кордаитов идентична (Florinites); 3) кутикулярные признаки лебахиевых и некоторых кордаитов совпадают (Good and Taylor, 1969) и 4) стебли тех и других имеют структуру Artisia, то возникает вопрос, почему мы относим эту группу к хвойным. Может быть, правильнее рассматривать ее как специализированную ветвь кордаитовых? Еще труднее установить принадлежность таких родов, как Bardella или Taxodiella, которые сходны с хвойными только по форме листьев. С другой стороны, к хвойным, вероятно, относятся Phylladoderma, сходная по морфологии листа с гинкговыми и кордаитовыми, и Slivkovia, на листьях которой имеются дорзальные желобки, как у кордаитовых Rufloria (Мейен, 1969а, б).

Эти примеры показывают, что углубленное изучение палеозойских голосеменных Приуралья и других районов СССР может пролить новый свет на происхождение хвойных.

В южной группе растений, сближаемых с хвойными, три основных рода — Paranocladus, Walkomiella и Buriadia. Первый характеризуется бифациальными, прижатыми к оси побега и низбегающими амфистомными листьями. По строению эпидермиса имеется сходство с араукариевыми и кипарисовыми, но следует отметить, что у всех чешуевидных листьев такого типа наблюдается значительное конвергентное совпадение многих эпи-

дермальных признаков. Paranocladus, насколько мне известно, обнаружен только в Бразилии и Индии, тогда как два других рода широко распространены в странах Гондваны, включая и Антарктиду (Schopf, 1968). Детальное изучение репродуктивных органов Buriadia, предпринятое Д. Пантом и Д. Наутиялем (Pant and Nautiyal, 1967), заставило усомниться в принадлежности этого растения к хвойным и показало необходимость ревизии палеозойских «конифероподобных» родов (Мейен, 1968). В целом изученность палеозойских хвойных пока недостаточна для подтверждения самостоятельности северной и южной групп. Отметим, что листья на побегах последнего порядка у Lebachia и Walkomiella идентичны как морфологически, так и по строению эпидермиса.

Раннетриасовое семейство Voltziaceae известно как в северном, так и в южном полушариях, где представлено широко распространенным родом Voltziopsis. Обычный в наших позднетриасовых — раннеюрских флорах род по стробилам Cycadocarpididum известен из рэта Аргентины. С ним связывают листья Podozamites. Геологическое распространение этих двух родов ставит перед нами интересную задачу: Cycadocarpidium в основном раннемезозойский род, тогда как Podozamites обычен и в раннемеловых флорах. Здесь возможны три варианта решения: 1) листья из отложений различного возраста, определяемые как Podozamites, принадлежат разным родам (вариант С. Оиси и Флорина); 2) стробилы и листья принадлежат разным растениям; 3) в ходе эволюции стробилы изменились, а листья нет (гетеробатмия). Первый вариант отпал, так как меловые Podozamites по строению эпидермиса оказались очень близкими к рэт-лейасовым (Долуденко, 1966; Красилов, 1967). Палиссиевые, к которым, по данным В. Клауса (Klaus, 1966), относится пыльца Decussatisporites из альпийского триаса, есть и среди южных хвойных.

Флорин признавал биполярное распространение араукариевых, но роды Araucaria и Agathis относил к южной группе. Это, вероятно, справедливо, так как многие индийские Araucarites не отличаются от стробилов Araucaria (Pant and Srivastava, 1968), тогда как северные араукариевые принадлежат вымершим родам Primaraucaria Bock, Araucariodendron Krassilov, Ussuriocladus Krysht. et Pryn., Doliostrobus Marion. По данным автора, так называемая Agathis (= Dammara) borealis из меловых и палеогеновых флор — это чешуи Glyptostrobus и других таксодиевых.

Семейство Podocarpaceae — краеугольный камень теории Флорина. Новые исследования показали широкое распространение подокарповых в южных флорах. В то же время их присутствие в мезозойских флорах северного полушария подтверждено ксилотомическими (Selmeier und Vogellehner, 1968) и кутикулярными исследованиями (Гомолицкий, 1962; Красилов, 1965, 1967). Как свидетельство ранней дифференциации южных подокарповых часто приводился индийский род Retinosporites, имеющий, согласно Р. Холден и Флорину, билатеральные листья. Сейчас выяснилось (Roy, 1965), что это растение относится не к хвойным, а к птеридоспермам Pachypteris. Зато в раннемеловой флоре Приморья обнаружен род Paracmopyle с билатеральными листьями (Красилов, 1967). Здесь же встречен своеобразный Podocarpus harrisii Krassil., у которого ряды устьиц занимают всю нижнюю поверхность листа или собраны в три устьичные полосы. Такая топография эпидермиса вообще необычна для хвойных и встречается лишь у некоторых Podocarpus. Вельдский Abietites linkii (Roem.) Dunk. с тремя устьичными полосами близок к Podocarpus и сейчас выделен в новый род Tritaenia Magdefrau et Rudolf, отличия которого от Podocarpus для меня не совсем ясны. Третичные подокарповые известны не только в Европе (Ferguson, 1967), но также в Японии и Северной Америке. С другой стороны, нельзя не согласиться с Флорином в том, что многие определения подокарповых по листьям и особенно по пыльце недостоверны. Меловой Protophyllocladus, например, по кутикуле ближе к Cupressaceae, чем к Podocarpaceae (табл. II, фиг. 3, 4).

В последнее время возрос интерес к вымершему семейству Cheirolepidiaceae в связи с широким распространением пыльцы Classopollis в мезозойских отложениях и открытием этой пыльцы в стробилах (Вахрамеев, 1970). В южном полушарии оно представлено родом Tomaxellia.

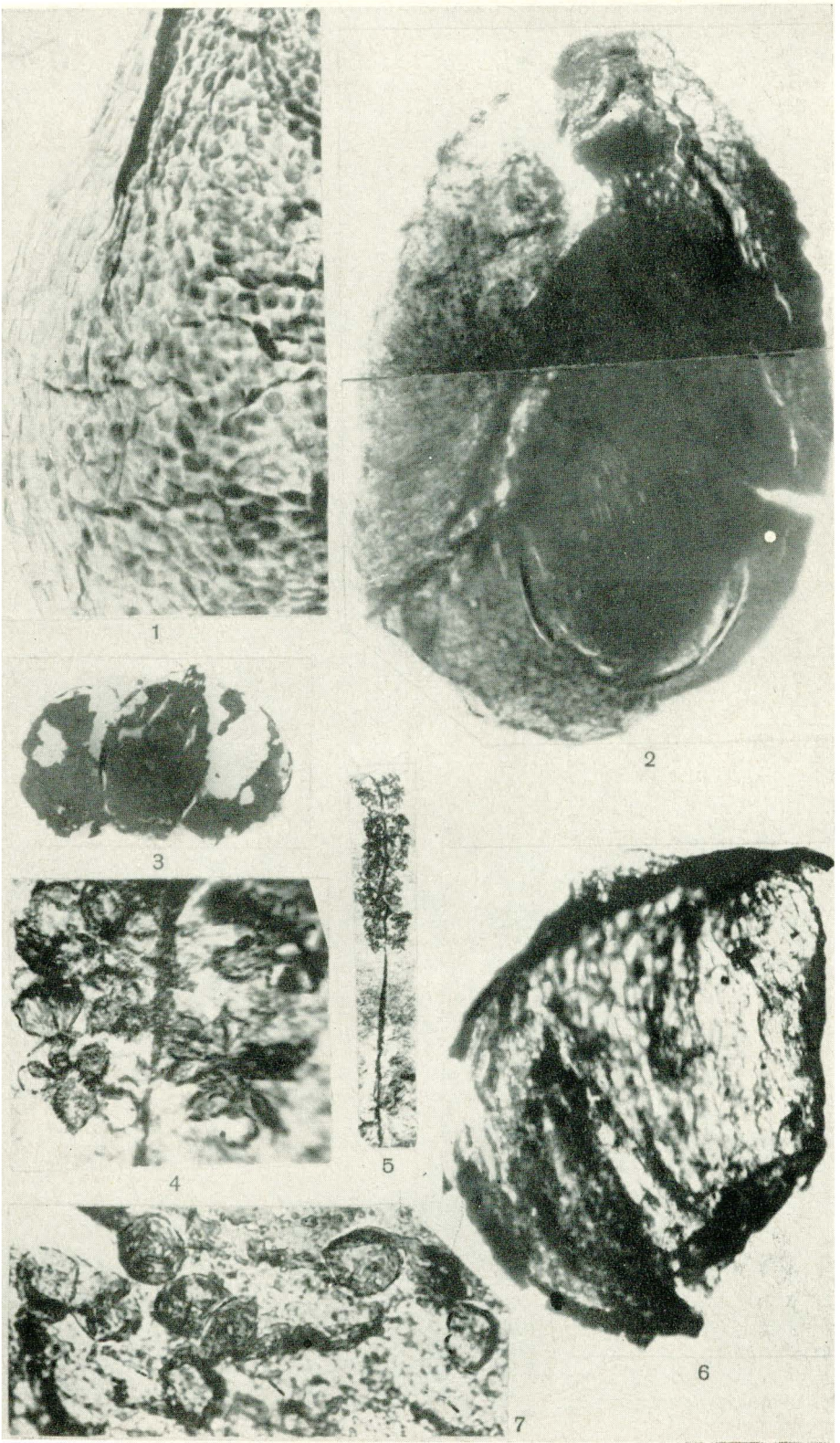
Современные таксодиевые многие считают «семейством реликтов», предполагая, что каждый род может быть последним представителем некогда многочисленной группы. Это мнение как будто подтверждается большим количеством мезозойских родов — Elatides, (табл. I, фиг. 1—3; табл. II, фиг. 5, 6), Sphenolepis (Harris, 1943, 1953), Farndalea, Haiburnia (Florin, 1958), Athrotaxopsis, Parasequoia (Красилов, 1967), Parataxodium и Tollia (Arnold, Lowther, 1955; Свешникова и Буданцев, 1969) и др. Они так или иначе сочетают признаки различных современных родов: Parataxodium имеет признаки Taxodium и Metasequoia, Elatides — признаки Cryptomeria, Cunninghamia и Taxodium в строении листьев и стробилов, Cryptomeria и Sequoia в строении древесины (Koeniguer, 1966). Род Metasequoia был также установлен первоначально как «промежуточный» между Sequoia и Taxodium. После открытия живой метасеквойи ряд меловых и палеогеновых таксодиевых был поспешно переведен в этот род (Chaney, 1951). Вскоре, однако, возникли затруднения. М. Г. Горбунов (1957) обнаружил в одном захоронении шишки с супротивными чешуями, как у метасеквойи, и со спиральными, как у секвойи, причем были основания заподозрить их принадлежность одному растению. Б. Кох, описывая гренландскую Metasequoia occidentalis (Newb.) Chaney, обнаружил побег с супротивными листьями, несущий шишку со спиральными чешуями (Koch, 1963). П. И. Дорофеев (1963) также отмечает, что расположение листьев и чешуй не может быть главным отличительным признаком метасеквойи. И. Н. Свешникова (1967) описала M. paradoxa со спиральными и супротивными листьями. П. Грегуш (Greguss, 1956) обнаружил нарушения супротивного листорасположения у M. glyptostroboides и отметил неравную величину листьев в каждой паре. Наконец, О. Шварц и Г. Вайде объединили Sequoia sempervirens, Sequoiadendron giganteum и Metasequoia glyptostroboides в один род Sequoia (Schwarz und Weide, 1962). Все разнообразие ископаемых видов сведено ими к трем основным видам — Sequoia reichenbachii, S. langsdorfii и S. occidentalis. Морфологический анализ показал, что семядоли и первая пара листьев на боковых побегах Sequoia sempervirens расположены супротивно. В конце вегетативного периода на побегах M. glyptostroboides образуется верхушечная почка, а у S. sempervirens в то же время сокращается длина листьев и междоузлий (незавершенное почкообразование). В следующем вегетационном периоде образуется участок побега с короткими листьями и длинными междоузлиями, который ветвится и соответствует длинному побегу M. glyptostroboides (также ветвящемуся). За ним следует неветвящийся участок с длинными листьями и длинными междоузлиями, отвечающий короткому побегу M. glyptostroboides, несущему более длинные листья с более длинными междоузлиями, чем на длинных побегах. Так что оба

Объяснение к таблице I

Фиг. 1—3. Elatides ovalis Heer; 1 — экз. № 515-500, крыло семени с папиллами (× 58,5); 2 — экз. № 515-501, семя, видны гаметофит и пыльцевая камера — темное пятно ниже нуцеллярного клювика (×58,5); 3 — экз. № 515-500, семя, фитолейма, перенесенная на бальзам; в отличие от европейских видов здесь хорошо развиты крылья (×12); р. Бурея; верхняя юра, талынжанская свита.

Фиг. 4, 5. Sorosaccus sibiricus Prynada; 4 — экз. № 550-105, микростробил (×1); 5 — экз. № 515-105, периспорангиатные спорофиллы (×8); р. Тырма; нижний мел, ургальская свита.

Фиг. 6, 7. Sorosaccus sp.,; 6 — экз. № 516-184, спорангий (×70); 7 — экз. № 516-184, пыльца на стенке спорангия (×146); р. Бурея; верхняя юра, талынжанская свита.


1
2
3
4
5
6
7

растения обнаруживают одинаковую ритмичность в развитии, различия лишь количественные. Другие признаки также более или менее интерградируют. У Sequoiadendron giganteum ритмичность в развитии побегов не выражена, женские стробилы значительно крупнее, чем у Sequoia и Metasequoia, состоят из большего числа чешуй, семена расположены двумя рядами. Sequoiadendron отличается и по типу эмбриогенеза (у хвойных все виды одного рода обычно имеют один тип эмбриогенеза, кроме видов рода Podocarpus, который, вероятно, подлежит разукрупнению).

Таким образом, трудно согласиться со Шварцем и Вайде в отношении Sequoiadendron: он достаточно четко обособлен от Sequoia и Metasequoia. Что же касается двух последних родов, то их самостоятельность поставлена под вопрос. Не исключено, что современные Sequoia, Metasequoia, Taxodium и Glyptostrobus являются результатом дифференциации мелового Parataxodium и его гибридизации с другими древними таксодиевыми. Вероятно, к этому роду относится чрезвычайно широко распространенное в верхнем мелу хвойное, определяемое как Cephalotaxopsis. Типовой вид Cephalotaxopsis magnifolia из нижнего мела США относится к тиссовым (Florin, 1958). А. Голлик включил в этот род побеги хвойных из верхнего мела Аляски. Они имеют мало общего с типовым видом и вполне идентичны побегам Parataxodium, происходящим из близких территориально и по возрасту отложений. Ч. Арнольд и Дж. Лоузер, видимо, упустили это обстоятельство, так как вообще не упоминают о Cephalotaxopsis (Arnold and Lowther, 1955). Строение эпидермиса позднемеловых «Cephalotaxopsis», изученное И. Н. Свешниковой (1967) и автором (по материалам из коллекции В. А. Вахрамеева), типично для таксодиевых (Свешникова относит вилюйские побеги к Cephalotaxaceae, руководствуясь, очевидно, не эпидермальными признаками, а этимологией родового названия).

Приведенные здесь данные свидетельствуют о плачевном состоянии систематики позднемеловых хвойных. Обычно в каждой коллекции определяют не менее трех видов «Cephalotaxopsis» и полдюжины Sequoia (S. fastigiata, S. concinna, S. obovata, S. reichenbachii, S. heterophylla и т. д.). Изучение сахалинских материалов привело автора к убеждению, что все это разнообразие может быть сведено к одному виду. Едва ли лучше обстоит дело с изучением кайнозойских таксодиевых. Приходится согласиться с Д. Фергюсоном (Ferguson, 1967) в том, что Athrotaxis, Cryptomeria и Taiwania из третичных отложений СССР определены недостоверно. Сейчас трудно датировать появление ныне живущих родов таксодиевых, но многие из них не древнее позднего мела. Древесины меловых таксодиевых сочетают признаки Sequoia, Taxodium и Glyptostrobus (Ramanujam and Stewart, 1969). К южным таксодиевым, кроме Athrotaxis и Athrotaxites, вероятно,

---

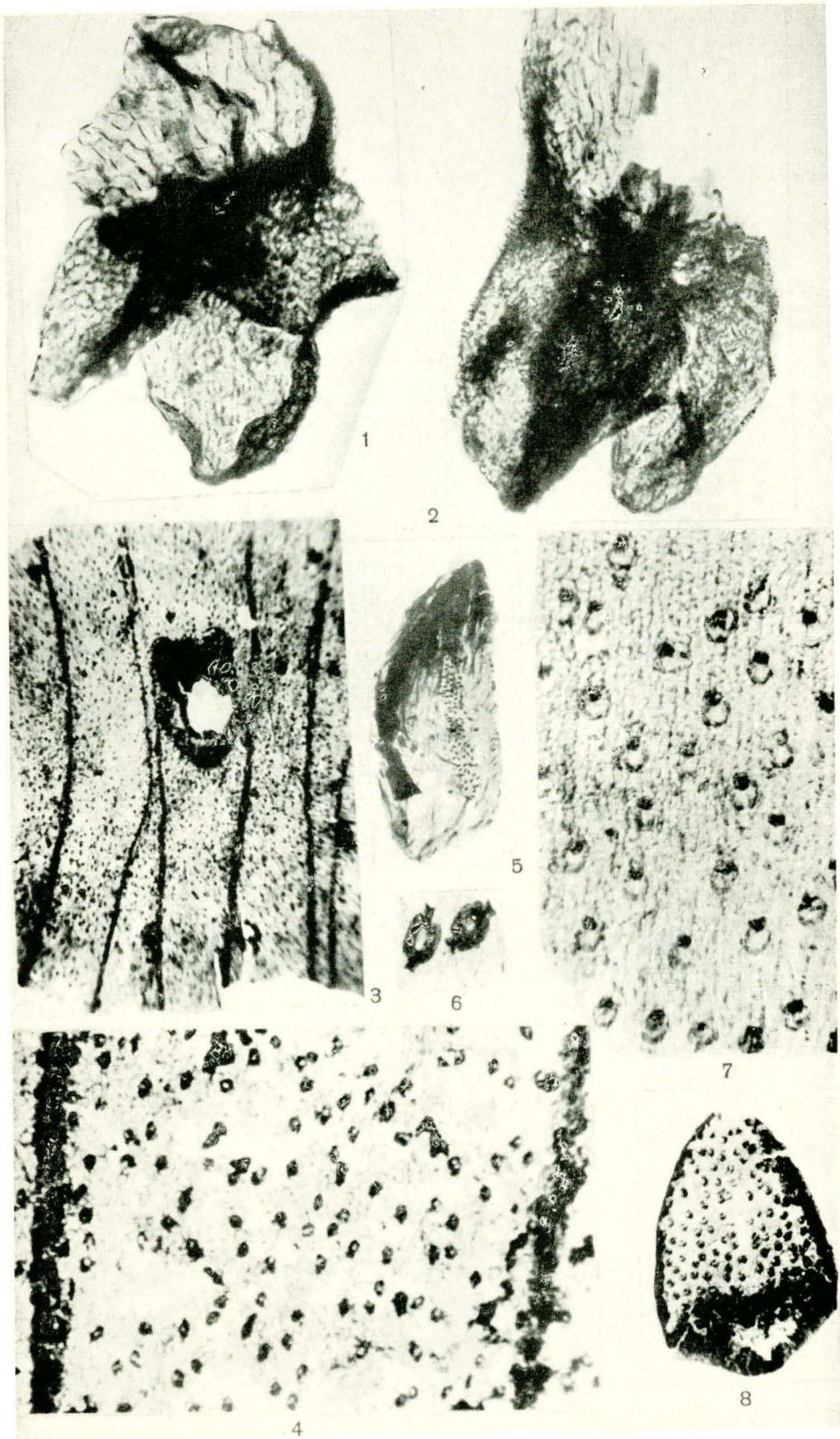
Объяснение к таблице II

Фиг. 1, 2. Stenomischus sp.: экз. № 515-7 и 515-4, верхушки спорофиллов с брактеей и тремя (двумя) спорангиями (× 58,5); р. Бурея; верхняя юра, талынжанская свита.

Фиг. 3, 4. Protophyllocladus polymorphus (Lesq.) Berry; 3 — экз. № 308-600, просветленная фитолейма, видны жилки и устьица (темные точки), в центре эпифильный гриб (×12); 4 — беспорядочное расположение устьиц, отличающее этот род от подокарповых (×70); Сахалин, Мгачи; верхний мел, арковская свита.

Фиг. 5, 6. Elatides ovalis Heer; 5 — экз. № 515-401, лист с устьичной полосой (× 12); 6 — экз. № 515-401, замыкающие клетки с Т-образными утолщениями на полюсах (×58,5); р. Бурея; верхняя юра, талынжанская свита.

Фиг. 7, 8. Araucarites sp.; 7 — экз. № 308-548, ряды устьиц, над каждым крупная папилла — особенность, отличающая от араукарий; 8 — экз. № 308-548, просветленная фитолейма листа, видны устьица (×12); Сахалин, Мгачи; верхний мел, арковская свита.


1
2
3
4
5
6
7
8

относится мезозойская Pararaucaria patagonica Calder и некоторые позднемеловые хвойные Патагонии. Сокращение ареалов таксодиевых и последовательность вымирания, как показали экспериментальные данные (Konoe, 1967), отражают последовательность изменений климата. Роды из группы Sequoia — Taxodium, вероятно, не проникли в южное полушарие в связи с их относительно поздним появлением, когда экспансия хвойных была ограничена контрастностью климатических зон. Та же причина, очевидно, повлияла на распространение семейства Pinaceae. Обособление нескольких филетических линий внутри этого семейства (Gaussen, 1965) намечается, вероятно, уже в вельде (Alvin, 1957). Открыто несколько «синтетических» типов, объединяющих признаки двух и более современных родов — Nellostrobus Semaka, Pseudoaraucaria Fliche, Nansenia Sveshnik. et Budant., Colchidia Kolakov. et Schakryl, существовавших вплоть до неогена. В этом отношении интересно обнаруженное автором в мелу Буреинского бассейна хвойное с листьями Pityophyllum на очень массивных брахибластах и крупными двулопастными шишечными чешуями. Чешуи такого типа (они есть также в юре Каменки и Казахстана) неточно определяют как Schizolepis. Они похожи на чешуи лебахиевых (Gomphostrobus). Изучение истории современных родов Pinaceae затрудняется тем, что в ископаемом состоянии их трудно распознать. Для Abies, Cedrus, Keteleeria определения по пыльце более достоверны, чем по вегетативным органам и семенам.

Одно из наиболее интересных открытий последних лет — находка Cupressaceae в триасе (Lemoigne, 1967). По таким признакам, как редуцированное число семядолей, декуссатные листья, мегастробилы с небольшим числом чешуй, срастающихся в шишкоягоду, и др., это семейство признается наиболее продвинутым. Многие считают, что южная группа кипарисовых резко обособлена от северной. Однако Tetraclinis можно рассматривать как связующее звено (Saxton, 1913). Находки кипарисовых в юре Индии (Cupressinocladus walkeri Sahni), Ближнего Востока (C. ramonensis Chaloner et Lorch) и юга Европы как будто свидетельствуют о существовании южного центра распространения. Юрские — раннемеловые находки тяготеют главным образом к области Тетиса, вдоль побережий которого, вероятно, происходило расселение кипарисовых. Все они принадлежат вымершим родам. Позднемеловые кипарисовые делятся на две группы — «Widdringtonites» и «Thuja» cretacea. Первая группа включает очень мелколистные хвойные, частично, вероятно, принадлежащие семейству Podocarpaceae. Под вторым названием скрываются кипарисовые, близкие к Chamaecyparis (Аблаев, 1969).

Тиссовые — относительно обособленная группа хвойных, однако основные аргументы, выдвинутые Флорином (Florin, 1948) для обоснования особого порядка Taxales, сейчас представляются недостаточно вескими. Мегастробилы тиссовых в большинстве случаев, по-видимому, занимают субтерминальное положение. Кроме того, псевдотерминальные и даже настоящие терминальные стробилы описаны и в других семействах хвойных. Открытие микростробилов Voltzia с пельтатными периспорангиатными спорофиллами (Grauvogel et Doubinger, 1967) показывает, что свойственный тиссовым тип микроспорофилла является для хвойных одним из наиболее древних. Изредка он встречается и у Cephalotaxus. Древние тиссовые, открытые Флорином в юре Европы (Florin, 1958), обнаружены также в среднеазиатских и дальневосточных мезозойских флорах (Гомолицкий, 1964; Красилов, 1965). Список вымерших Taxaceae недавно пополнился позднемеловым родом Florinia (Свешникова, 1967). Южные тиссовые описаны из юры Индии (Sahni, 1928).

По-видимому, приведенные здесь данные несовместимы с теорией Флорина о двух стволах хвойных — северном и южном, развивавшихся параллельно и независимо в течение мезозоя и кайнозоя. Флористические различия северного и южного полушарий объясняются асимметрией в распределении солнечной энергии и массивов суши, а также влиянием экваториаль-

ной зоны на расселение всех групп растений. В то же время эффективность экваториального барьера для разных групп неодинакова. Его влияние в большей степени сказывалось на распространении мезотермных растений, в частности хвойных, которые в низинах тропической зоны не растут, чем относительно термофильных цикадовых, беннеттитовых и некоторых покрытосеменных. Отсюда и более явная обособленность северных и южных хвойных. В течение длительной истории хвойных неоднократно возникали условия для преодоления термического барьера (меридиональные горные цепи, орнитохория и др.), благодаря которым большинство семейств распространилось по обе стороны экватора.

СЕМОФИЛОГЕНЕЗ

История развития хвойных восстанавливается на основе изучения эволюции отдельных органов — семофилогенезов (В. Циммерман). Флорин, анализируя характер ветвления палеозойских Lebachiaceae, пришел к выводу, что они были невысокими деревьями, физиономически близкими Araucaria. Вероятно, типичная для хвойных жизненная форма унаследована от их девонских предков — прогимноспермов и оставалась неизменной в течение всей их истории. Большинство палеозойских хвойных имеет характерный «перистый» облик плагиотропных боковых побегов.

К. Намбудири и Ч. Бек (Namboodiri and Beck, 1968), основываясь на изучении современных хвойных, прогимноспермов и других ископаемых голосеменных, наметили следующую схему эволюции проводящей системы хвойных и их предков: массивная трехлопастная протостела с радиально отходящими от лопастей (ребер) листовыми следами → система из трех меристел, листовые следы отходят от внешней стороны меристел, не образуя лакун,→ образование более дискретных периферийных стелярных пучков, ветвящихся симподиально с образованием листового следа, расположенного радиально (т. е. обе ветви в одной вертикальной плоскости),→ изменение характера ветвления с расположением ветвей симподия тангенциально → ундуляция симподия, характерная для хвойных со спиральным листорасположением,→ модификация предыдущего типа с нарушением правильности ветвления, анастомозированием и образованием листового следа из ветвей двух соседних симподиев, что характерно для хвойных с супротивным или мутовчатым (декуссатным) листорасположением.

По Д. Лаубенфельсу, листья типа I (см. выше) в онтогенезе следуют за типом II и являются завершающей стадией или сменяются типами III и IV. Тип II на какой-то стадии (чаще всего на ювенильной) встречается почти у всех родов. Сохранение типа II как взрослой стадии и супротивное расположение взрослых листьев (характерно для первых листьев проростка) следует рассматривать как педоморфоз. Палеозойские хвойные (кроме Ullmannia) имели взрослые листья типа I. Их ювенильные листья были, вероятно, бифациальными, близкими к типу II. Они дали начало типу IV (по Лаубенфельсу; другие авторы считают, что многонервные листья образовались путем срастания теломов независимо от однонервных: Wilde, 1944). Тип II появился в перми, а декуссатные листья типа III — в конце триаса. Тип IV, специализированные двойные (Sciadopitys) и билатеральные листья (произошли от типа I) известны уже в юре. Филлокладии Protophyllocladus могли возникнуть из побегов типа Libocedrus via Androvettia.

У хвойных встречаются как гипостомные, так и амфистомные и эпистомные листья, причем амфистомные есть во всех семействах и в онтогенезе могут предшествовать гипостомным (Cephalotaxaceae, Taxaceae). У бифациальных листьев с одной жилкой обычно две устьичные полосы и безустьичная зона над жилкой, но последняя слабо выражена у некоторых лебахий и подокарповых. Кроме того, здесь наблюдается расчленение устьичной полосы на части — «Theilstreifen». Это явление, возможно, ука-

зывает на недавний переход от многонервного листа с несколькими устьичными зонами к однонервному. Вероятно, анцестральный тип имел почти изолатеральные листья без устьичных полос, с единичными, реже двойными устьичными рядами, как на листьях Ernestiodendron и чешуях фертильного брахибласта Lebachia. Листья лебахий уже имеют больше устьиц на верхнем эпидермисе, чем на нижнем, но в промежутке между устьичными полосами еще есть абортированные устьица. Обычная для хвойных продольная ориентировка устьиц сменяется преимущественно поперечной у некоторых Elatides, Podozamites, Agathis. Палеозойские хвойные имели обильно опушенные листья.

Микростробилы хвойных развивались от сложных к простым. Все переходные стадии прослеживаются у подокарповых (Wilde, 1944). Раннетриасовая Voltzia имела периспорангиатные спорофиллы (Grauvogel et Doubinger, 1967), спорангии были собраны в пучки по 6—12. От них, возможно, произошли микроспорофиллы типа Nagatostrobus с тремя фертильными лопастями (Kon'no, 1962), связываемые с Podozamites и сходные также со спорофиллами Torreya. По нашим данным, мезозойские стробилы Sorosaccus с периспорангиатными спорофиллами более простого строения (табл. I, фиг. 4—7) также принадлежат хвойному с листьями Podozamites. Эта группа по морфологии микростробилов занимает промежуточное положение между вольциевыми и тиссовыми. Более обычные для хвойных гипоспорангиатные спорофиллы (табл. II, фиг. 1, 2), вероятно, произошли от периспорангиатных уже на ранней стадии эволюции.

Пыльца палеозойских Lebachia, Ernestiodendron, Walchiantus относится к одному морфологическому типу (Bharadwaj, 1964). Р. Потонье наметил филогенетическую последовательность типов пыльцы хвойных: моносаккатный (свойствен зрелой пыльце Lebachiaceae и сохранился у Tsuga) → →дисаккатный (появился у Ullmannia) →асаккатный (араукариевые). Эта последовательность обратна обычной (мезоспороид — дисаккус — моносаккус) и рассматривается как протерогенез (Potonié, 1967). На пыльцевых зернах Ullmannia, Podocarpus, Abies и других иногда заметен трехлучевой рубец. У Glassopollis, по-видимому, имела место реактивация проксимального проросткового аппарата. Некоторые ископаемые хвойные имели нераспадающиеся при рассеивании тетрады. Последнее, возможно, связано с насекомоопылением.

Л. Берлингейм (Burlingame, 1915) полагал, что по способу опыления хвойные с их разветвленными пыльцевыми трубками примитивнее кордаитов. Прорастание пыльцы на чешуе он считал примитивным признаком, возникшим у предков хвойных на начальной стадии образования стробила. Фертильный пазушный брахибласт лебахии с одним или двумя семезачатками и с одной или двумя стерильными чешуями, которые значительно крупнее других (Florin, 1938, табл. XIX—XX, фиг. 6—7),— хорошая модель для интерпретации семенной чешуи сосновых. Однако трудно представить себе переход от сложного стробила лебахии к репродуктивным структурам подокарповых, тем более что внутри этого семейства наблюдается тенденция к стробиляции, а не к редукции стробила (Sinnot, 1913). Podocarpaceae — одно из древнейших семейств хвойных, сочетающее признаки араукариевых, тиссовых (в строении битегмического семезачатка) и сосновых (в строении микроспорофиллов, пыльцевых зерен и эмбриогенезе). Эпиматий морфологически и по строению проводящей системы аналогичен купулам гнетовых и некоторых птеридоспермов. Есть основания рассматривать его как первичную особенность семезачатков хвойных. Это подтверждается не только примитивностью самих подокарповых, но и наличием эпиматия (или купулы) у раннемезозойских Palyssiaceae (Harris, 1926). Семезачатки, имеющие один интегумент, вероятно, вторичны и возникли в результате слияния интегумента с эпиматием (как у Dacrycarpus) или редукции последнего (как у Pherosphaera).

Различная степень слияния частей элементарного стробила хвойных,

вероятно, связана с функциональными различиями. В этом отношении хвойные делятся на две группы: 1) распространение осуществляется семенами; семена этой группы часто окрылены; симметричное окрыление встречается в палеозое и особенно часто в мезозое; окрыление соснового типа появляется не раньше триаса (палеозойские семена Sylvella напоминают этот тип, но они едва ли принадлежат хвойным); 2) распространение осуществляется стробилами, приобретающими приспособления для анемохории (крылатые чешуи Voltziaceae и Araucariaceae) или зоохории. Здесь слияние частей стробила наиболее высокое.

Переход функции распространения от семян к стробилам — очень важный не только для хвойных и еще слабо изученный процесс. Триасовые рептилии поедали стробилы хвойных (Weigelt, 1930) и, возможно, играли определенную роль в их распространении. Репродуктивные структуры современных подокарповых и тиссовых, вероятно, формировались под влиянием орнитохории. С этим способом распространения связано возникновение суккулентных ариллусов как у хвойных, так и у покрытосеменных, где они, вероятно, предшествовали суккулентным завязям.

Палеоботанические данные по эволюции женского гаметофита хвойных весьма скудны. Для их пополнения необходимо тщательное изучение фитолейм семезачатков (табл. I, фиг. 1—3). Архегонии древних таксодиевых Elatides, очевидно, были собраны в архегониальные комплексы (Harris, 1943). По А. Имсу, гаметофиты хвойных развивались в сторону увеличения числа архегониев. Флорин утверждает, что гаметофит лебахии имел два апикальных архегония, но это установлено по отпечаткам и не вполне достоверно.

Пока неясно, какую роль в эволюции хвойных играла полиплоидия. Возможности палеоботаники в этом отношении весьма ограниченны, однако сопоставление размеров покровных клеток и устьиц иногда позволяет высказать некоторые предположения об уровне плоидности (Miki and Hikita, 1951).

В целом можно наметить ряд важных моментов в истории хвойных. В триасе обычны листья типа II, с которыми нередко коррелируются короткоживущие брахибласты и листопадность. Из триаса описаны и стволы с вторичной древесиной «модернизированного» типа (Selmeier und Vogellehner, 1968). Одновременно достигают наибольшего разнообразия и репродуктивные структуры (Voltzia, Glyptolepis, Tricranolepis, Drepanolepis, Swedenborgia, Stachyotaxus, Cycadocarpidium, Palaeotaxus, Minetaxites, Nagatostrobus и др.), причем некоторые из них демонстрируют кульминацию ведущих эволюционных процессов — слияния частей мегастробила, редукции адаксиальных спорангиев и др. По-видимому, ароморфоз хвойных завершился уже в триасе, и дальнейшее развитие шло в плане идиоадаптации. По палинологическим данным, эволюционный «взрыв» (смена архаических типов пыльцевых зерен более близкими к современным) имел место в средней юре (Staplin et al., 1968).

Материал по истории хвойных сейчас едва ли созрел для перехода от семофилогении к родословному древу, так что ограничимся лишь некоторыми общими замечаниями. Мысль о происхождении хвойных от кордаитов была выдвинута так давно, что мы уже свыклись с нею, хотя другие претенденты на роль предков (например, Trichopitys или прогимноспермы) имеют такие же права. Фактический материал позволяет лишь предположить, что какие-то группы кордаитовых параллельно развивались в направлении конифероидного уровня организации (Lebachiaceae, Slivkovia). В конце перми — начале триаса сложилась весьма гетерогенная как морфологически, так и экологически группа, именуемая семейством Voltziaceae. От нее можно наметить четыре генеральные линии, ведущие к: 1) Cheirolepidiaceae, Taxodiaceae, Cupressaceae; 2) Palissyaceae, Cephalotaxaceae, Taxaceae; 3) Cycadocarpidiaceae, Pinaceae; 4) Araucariaceae, Podocarpaceae. Основные роды, образующие эти линии, связаны не только филогенетиче-

ски, но и ценогенетически, так как доминируют в рядах последовательно сменяющих друг друга формаций. Так, роды Cheirolepidium, Elatides, Sphenolepis, Parataxodium, Sequoia были лесообразователями в формациях, аналогичных современному «биому влажных хвойных лесов» американских экологов. Развитие этих формаций составляло основу мезозойского ценогенеза.

ЛИТЕРАТУРА

Аблаева А. Г. 1969. «Thuja cretacea» из верхнего мела Приморья. Ботан. ж., т. 54, № 9, стр. 1410—1417.

Вахрамеев В. А. 1970. Закономерности распространения и палеоэкология мезозойских хвойных Cheirolepidiaceae. Палеонтол. ж., № 1, стр. 19—34.

Гомолицкий Н. П. 1962. Podocarpophyllum — новый род хвойных из юрских угленосных отложений Ангрена в Средней Азии. Ботан. ж., т. 47, № 2, стр. 1029—1032.

Гомолицкий П. Н. 1964. Новые юрские хвойные из юго-западных отрогов Гиссарского хребта. Ботан. ж., т. 49, № 10, стр. 1430—1437.

Горбунов М. Г. 1957. Остатки рода Metasequoia в третичных отложениях Западной Сибири. В сб.: Памяти А. Н. Криштофовича. Изд-во АН СССР, стр. 313—326.

Долуденко М. П. 1966. О строении эпидермиса листьев некоторых Podozamites. Палеонтол. ж., № 2, стр. 133—136.

Дорофеев П. И. 1963. Третичные флоры Западной Сибири. Изд-во АН СССР, стр. 1—345.

Зауэр В. В. 1965. Пермская флора Соликамска. Труды Всес. н.-и. геологоразв. нефт. ин-та, вып. 239, стр. 53—78.

Красилов В. А. 1965. Новые хвойные из нижнемеловых отложений Приморья. Ботан.ж., т. 50, № 10, стр. 1450—1455.

Красилов В. А. 1967. Раннемеловая флора Южного Приморья и ее значение для стратиграфии. «Наука», стр. 1—364.

Кронквист А. Г., Тахтаджян А. Л. и Циммерман В. 1966. Высшие таксоны Embryobionta. Ботан. ж., т. 51, № 5, стр. 629—634.

Мейен С. В. 1968. О некоторых общих вопросах систематики и эволюции хвойных в связи с открытием семезачатков у Buriadia. Палеонтол. ж., № 4, стр. 28—31.

Мейен С. В. 1969а. Сравнительно-исторический анализ каменноугольных и пермских флор Евразии. Автореф. докт. дис., М., 1969.

Мейен С. В. 1969б. Новые роды Entsovia и Slivkovia из пермских отложений Русской платформы и Приуралья. Палеонтол. ж., № 4, стр. 93—100.

Свешникова И. Н. 1967. Позднемеловые хвойные Советского Союза. I. Ископаемые хвойные Вилюйской синеклизы. Тр. Ботан. ин-та АН СССР, сер. 8, вып. 6, стр. 177—203.

Свешникова И. Н. и Буданцев Л. Ю. 1969. Ископаемые флоры Арктики. «Наука», стр. 1—128.

Alvin K. L. 1957. On Pseudoaraucaria Fliche emend., a genus of fossil pinaceous cones. Ann. Bot., vol. 21, p. 33—51.

Arnold C. A. 1948. Classification of gymnosperms from the viewpoint of paleobotany. Bot. Gaz., vol. 110, № 1, p. 2—12.

Arnold C. A. and Lowther J. S. 1955. A new Cretaceous conifer from Northern Alaska. Amer. J. Bot., vol. 42, № 6, p. 522—528.

Bharadwaj D. C. 1964. The organization in pollen-grains of some early conifers. Palaeobotanist, vol. 12, № 1, p. 18—27.

Buchholz J. T. 1948. Generic and subgeneric distribution of the Coniferales. Bot. Gaz., vol. 110, № 1, p. 80—91.

Burlingame L. L. 1915. The origin and relationships of the Araucarians. Pt. 1, 2. Bot. Gaz., vol. 60, p. 1—26, 89—114.

Chaney R. 1951. A revision of fossil Sequoia and Taxodium in Western North America based on the recent discovery of Metasequoia. Trans. Amer. Philos. Soc., vol. 40, № 3, p. 171—239.

Eames A. J. 1913. The morphology of Agathis australis. Ann. Bot., vol. 27, p. 1—38.

Favre-Duchartre M. 1964. Nouvelles precisions sur l'organisation des gametophytes ♀ de Torreya myristica (= T. californica) envisagées comme éléments d'interpretation des sacs embryonnairs des Angiospermes. C. r. Acad. sci., t. 258D, p. 661—664.

Ferguson D. K. 1967. On the phytogeography of conifers in the European Cenozoic. Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol., vol. 3, № 1, p. 73—110.

Florin R. 1931. Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Coniferales und Cordaitales. I. Kungl. Svenska Vetensk. Akad. Handl., Bd 10, № 1, S. 1—588.

Florin R. 1938—1945. Die Koniferen des Oberkarbons und des unteren Perms, 1—8. Palaeontographica, Abt. B, Bd 85, S. 1—729.

Florin R. 1948. On the morphology and relationships of the Taxaceae. Bot. Gaz., vol. 110, № 1, p. 31—39.

Florin R. 1951. Evolution in cordaites and conifers. Acta horti berg., vol. 15, № 11, p. 285—388.
Florin R. 1954. The female reproductive organs of conifers and taxads. Biol. Rev., vol., 19, p. 367—389.
Florin R. 1958. On jurassic taxads and conifers from North-Western Europe and Eastern Greenland. Acta horti berg., vol., 17, № 10, p. 1—402.
Florin R. 1963. The distribution of conifer and taxad genera in time and space. Acta horti berg., vol. 20, № 4, S. 121—312.
Gaussen H. 1965. Le polyphylétisme des abiétacées. C. r. Acad. sci., t. 261 D, № 25, p. 5585—5590.
Good C. W. and Taylor T. N. 1970. On the structure of Cordaites felicis from the Lower Pennsylvanian of North America. Palaeontology, vol. 13, pt. 1, p. 29—39.
Grauvogel L. et Doubinger J. 1967. Contribution a l'étude des conifers du Trias inférieur (grés à Voltzia)' le cone male de Voltzia sp. C. r. Acad. sci., t. 264D, № 4, p. 567—570.
Greguss P. 1955. Identification of living gymnosperms on the basis of xylotomy. Budapest.
Greguss P. 1956. The phyllotaxy of Metasequoia, Sequoia and Taxodium. Acta Univ. szeged., Acta Biol., t. 2, № 1—4, p. 29—38.
Harris T. M. 1926. The Rhaetic flora of Scoresby Sound. Medd. Grønland, Bd 68, p. 45—147.
Harris T. M. 1943. The fossil conifer Elatides williamsonii. Ann. Bot., vol. 7, № 28, p. 325—339.
Just T. 1952. Fossil floras of the Southern hemisphere and their phytogeographical significance. Bull. Amer. Museum Natur. History vol. 99, p. 189—203.
Klaus W. 1966. Zwei Pflanzenreste der alpinen Trias mit ihren Sporen (Lueckisporites und Decussatisporites). Verhandl. Geol. Bundesanst., № 1—2, S. 172—177.
Koeniguer L. C. 1966. Paléophytogéographie du Turonien de Touraine. Sur quelqes structures fossiles de taxodiacees et de cupressacées. Mem. Soc. géol. France, t. 45, № 2, p. 113—127.
Koch B. E. 1963. Fossil plants from the Lower Paleocene of the Agatdalen (Angmartussut) area, central Nugssuag peninsula, northwestern Greenland. Medd. Grønland, Bd 172, № 5, p. 1—120.
Konar R. N. and Oberoi Y. P. 1969. Recent work on reproductive structure of living conifers and taxads — a review. Bot. Rev., vol. 35, № 2, p. 89—117.
Konoe R. 1967. Preliminary study on the optimum temperatur for the growth of Metasequoia and related genera. J. Inst. Polytechn. Osaka Univ., vol. 11D, p. 101—108.
Kon'no E. 1962. Some coniferous male fructifications from the Carnic formation in Yamaguchi Perfecture, Japan. Sci. Repts Tôhoku Univ., ser. II, spec. vol., № 5, p. 9—19.
Laubenfels D. J. 1953. The external morphology of coniferous leaves. Phytomorphology, vol. 3, № 1—2, p. 1—19.
Lemoigne Y. 1967. Paléoflore á Cupressales dans le Trias-Rhétien du Cotentin. C. r. Acad. sci., t. 264 D, № 5, p. 715—718.
Maheshwari P. and Singh H. 1967. The female gemetophyte of gymnosperms. Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc., vol. 42, № 1, p. 88—130.
Miki S. and Hikita S. 1951. Probable chromosome number of fossil Sequoia and Metesequoia in Japan. Science, vol. 113, p. 3—4.
Namboodiri K. K. and Beck C. B. 1968. A comparative study of the primary vascular system of conifers. Pts I—III. Amer. J. Bot., vol. 55, № 4, p. 447—472.
Pant D. D. and Nautiyal D. D. 1967. On the structure of Buriadia heterophylla (Feistmantel) Seward and Sahni and its fructification. Philos. Trans. Roy. Soc. London, vol. 252 B, № 774, p. 27—48.
Pant D. D. and Srivastava G. K. 1968. On the cuticular structure of Araucaria (Araucarites) cutchensis (Feistmantel) comb. nov. from the Jabalpur series, India. J. Linnean Soc. London (Bot.), vol. 61, № 384, p. 201—206.
Potonié R. 1967. New phylogenetic facts on fossil spores. Rev. Palaebot., Palynol., vol. 1, № 1—4, p. 75—85.
Ramanujam C. G. K. and Stewart W. N. 1969. Fossil woods of Taxodiaceae from the Edmonton formation (Upper Cretaceous) of Alberta. Canad. J. Bot., vol. 47, p. 115—124.
Roy S. K. 1965. Fossil flora from the Upper Gondwana of Kutch and Kathiawar. Palaebotanist, vol. 14, № 1—3, p. 116—117.
Roy Chowdhury C. 1962. The embryogeny of conifers: a review. Phytomorphology, vol. 12, p. 313—338.
Saxton W. T. 1913. Contributions to the life-history of Tetraclinis articulata, Masters, with some notes on the phylogeny of the Cupressoideae and Callitroideae. Ann. Bot., vol. 27, p. 577—590.
Sahni B. 1928. Revisions of Indian fossil plants. Pt 1. Coniferales (Impressions and incrustations). Palaeontol. Indica, nov. ser., vol. 11, p. 1—49.

Schopf J. M. 1968. Studies in Antarctic paleobotany. Antarct. J. U. S., vol., 3, № 5, p. 176—177.
Schultze-Motel I. 1962. Literatur über fossile Gymnospermen — Holzer (1949—1960). Geologie, Jahrg. 11, № 5, S. 604—619.
Schwarz O. und Weide H. 1962. Systematische Revision der Gattung Sequoia Endl. Feddes repert. spec. nov. regni veget., Bd. 6, № 3, S. 159—192.
Selmeier A. und Vogellehner D. 1968. Podocarpoxylon triassicum n. sp., ein phylogenetisch bedeutsame «modernes» Sekundarholz aus dem Keuper von Franken. Neues Jahrb. Geol. und Paläontol. Abhandl., Bd. 132, № 1, S. 70—86.
Sinnot E. W. 1913. The morphology of the reproductive structures in the Podocarpaceae. Ann. Bot. vol. 27, p. 39—82.
Staplin F. L., Pocock S. J., and Jansonius J. 1958. Tetrad markings of pteridophytic spores and their evolutionary significance. Rev. Palaeobot. anf Palynol., vol. 3, № 1—4, p. 297—310.
Weigelt J. 1930. Über die vermutliche Nahrung von Protosaurus und über einen körperlich erhaltenen Fruchstand von Archaeopodocarpus germanicus. Leopoldina, Bd 6, S. 269—280.
Wilde M. H. 1944. A new interpretation of coniferous cones. I. Podocarpaceae (Podocarpus). Ann. Bot., new ser., vol. 8, № 29, p. 1—41.

Дальневосточный геологический институт
ДВ научного центра АН СССР
Владивосток

Статья поступила в редакцию
25 I 1970