ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ, 2016, № 1, с. 91–101

УДК 561.47:551.763.3(571.66)

НОВЫЙ ВИД РОДА SEQUOIADENDRON BUCHHOLZ (CUPRESSACEAE) ИЗ ВЕРХНЕМЕЛОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ БАССЕЙНА Р. ЭНМЫВААМ (ЦЕНТРАЛЬНАЯ ЧУКОТКА)

© 2016 г. А. Б. Соколова*, М. Г. Моисеева**

**Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН*

e-mail: klumbochka@mail.ru

***Геологический институт РАН*

Поступила в редакцию 22.08.2014 г.
Принята к печати 27.04.2015 г.

Описан новый вид хвойных Sequoiadendron tchucoticum A. Sokolova из эмунэрэтской свиты р. Энмываам (бассейн р. Анадырь). Он выделен на основании детального изучения морфологии и эпидермальных данных, полученных путем исследования отпечатков побегов непосредственно на штуфах в сканирующем электронном микроскопе. Новый вид характеризуется полиморфными неравномерно спирально ветвящимися чешуелистными побегами, с тремя основными типами листьев: чешуевидными, шиловидными и серповидно изогнутыми. Листья амфистомные; амфициклические устьичные аппараты ориентированы в основном косо; покровные клетки безустьичных зон прямоугольной формы, часто со скошенными углами, длина/ширина покровных клеток в краевых зонах достигает соотношения 15/1. Побеги нового вида преобладают среди хвойных усть-эмунэрэтского флористического комплекса. Возраст комплекса является дискуссионным и по последним данным оценивается как сантон–ранний кампан.

DOI: 10.7868/S0031031X16010116

ВВЕДЕНИЕ

Изучением ископаемых флор Охотско-Чукотского вулканогенного пояса (ОЧВП) на протяжении нескольких десятилетий занимались В.А. Самылина (1988), Г.Г. Филиппова (1972, 1990), Е.Л. Лебедев (1974, 1979, 1982, 1987), В.Ф. Белый (1997), А.Б. Герман (1999, 2011а, б), С.В. Щепетов (1991), Л.Б. Головнева (Щепетов, Головнева, 2010; Головнева и др., 2011) и др. Усть-эмунэрэтская флора до недавнего времени была известна исключительно по спискам предварительных определений Лебедева (1987), включающих 29 видов ископаемых растений, в том числе девять видов хвойных. В последние годы нами ведется работа по монографическому изучению ископаемых растений этой флоры (Моисеева, 2014; Моисеева, Соколова, 2014).

Общая характеристика систематического состава с иллюстрацией основных таксонов и выводы о возрасте усть-эмунэрэтской флоры представлены в работе М.Г. Моисеевой и А.Б. Соколовой (2014). В настоящей статье описывается новый вид хвойных, к которому отнесены полиморфные облиственные побеги, преобладающие среди хвойных в усть-эмунэрэтской флоре. Доминирование побегов нового вида над другими остатками наряду с редкостью находок хвойных с линейными листьями во многом определяет своеобразный облик этой флоры. Для местонахождений позднемелового возраста этого региона чаще характерно преобладание побегов с линейными морфотипами листьев, которые относят к родам Cephalotaxopsis Fontaine, Metasequoia Miki, Taxodium Richard, Taxus L., Torreya Arnott и др. (Свешникова, 1967; Красилов, 1979; Самылина, 1988 и др.), не встреченным в изучаемом местонахождении. В усть-эмунэрэтском комплексе также отмечается мелколистность покрытосеменных, среди которых отсутствуют платанообразные. Эти особенности указывают на специфические условия произрастания растений, что подтверждается данными CLAMP-анализа (Моисеева, 2015).

Хвойные – одна из самых распространенных групп растений в мезозойских отложениях Евразии и Северной Америки. В то же время, это одна из наиболее сложных для определения групп ископаемых растений. Основная проблема, с которой сталкиваются исследователи при изучении ископаемых хвойных, – родовая и семейственная принадлежность остатков. Чаще всего в ископаемом состоянии встречаются остатки вегетативных органов хвойных, которые имеют мало четких отличительных морфологических признаков, недостаточных порой для определения родовой и даже семейственной принадлежности. Несмотря на это, в литературе и по сей день встречаются работы, в которых основанием для выделения новых видов и даже родов служит исключительно

морфология облиственных побегов. Такая ситуация, в первую очередь, связана с тем, что материал хорошей сохранности встречается редко. Однако при правильном подборе методики исследования даже самый неперспективный, на первый взгляд, материал может оказаться весьма информативным. Так, применив электронно-сканирующую микроскопию для изучения отпечатков ископаемых побегов хвойных из усть-эмунэрэтской флоры Центральной Чукотки, мы выявили особенности их эпидермы и впервые достоверно установили присутствие в этой флоре хвойных рода Sequoiadendron.

Род секвойядендрон был выделен Д. Бухгольцем (Buchholz, 1939). Прежде это растение рассматривалось в рамках рода Sequoia Endlicher. В современной флоре род Sequoiadendron представлен единственным видом S. giganteum (Lindley) Buchholz. Его представители произрастают по западному склону Сьерры-Невады в Северной Америке на высоте около 1450–2000 м над уровнем моря во влажном климате с мягкой зимой с легкими заморозками и теплым, иногда жарким, летом (Farjon, 2010). Растение характеризуется цилиндрическими побегами со спирально расположенными листьями от чешуевидных до шиловидных и шиловидно-ланцетных (табл. XIV, фиг. 11, см. вклейку). Систематически важными признаками эпидермы рода можно считать: амфициклические устьичные аппараты, преимущественно косую ориентировку устьичной щели по отношению к длине листа, наличие у близлежащих устьиц общих побочных клеток и длину покровных клеток, которая может превышать ширину в 7–12 и более раз (Florin, 1931; Свешникова, 1963; Kunzmann, 1999; Farjon, 2010). Следует также учитывать, что признаки эпидермы рода Sequoiadendron часто трудноотличимы от таковых у рода Sequoia (Свешникова, 1963). В этом случае для разграничения родов используются признаки пыльцевых и семенных шишек (размеры шишек, число шишечных чешуй и микроспорофиллов, число и размеры семян и др.). Также учитывается морфология облиственных побегов: у секвойядендрона присутствуют только чешуевидные морфотипы листьев, у секвойи – от чешуевидных до линейно-ланцетных (Buchholz, 1939).

Ископаемые находки побегов и фертильных органов, описываемых под родовым названием Sequoiadendron, весьма немногочисленны. Наиболее древними из известных являются побеги S. microphyllum Samylina из верхнемеловых отложений Северо-Востока Азии (Самылина, 1988). Из верхнемеловых отложений р. Вилюй И.Н. Свешникова (1967) описала крупные семенные шишки под видовым названием Sequoia (Sequoiadendron) jacutensis Sveshn. В неогеновых отложениях на территории штатов Калифорния и Невада в США встречаются отпечатки побегов Sequoiadendron chaneyi Axelrod (Axelrod, 1956, 1962).

Авторы выражают признательность А.Б. Герману (ГИН РАН) и Н.В. Горденко (ПИН РАН) за консультации при написании статьи, а также Р.А. Ракитову за помощь при работе с СЭМ. Мы искренне признательны рецензенту Л.Б. Головневой за подробнейшую проработку нашей статьи; исправление некоторых неточностей и дополнение статьи по указанию рецензента, на наш взгляд, заметно улучшили первоначальную версию рукописи. Работа выполнена в рамках темы госзадания № 01201459177 Геологического ин-та РАН при финансовой поддержке грантов РФФИ № 12-05-31467 и № 14-04-01412.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для исследования послужила коллекция ископаемых растений, собранная Лебедевым и Е.И. Костиной (ГИН РАН) в 1984 г. из эмунэрэтской свиты верхнего течения р. Энмываам в приустьевой части р. Эмунэрэтвеем, Центральная Чукотка (рис. 1). В этом районе эмунэрэтская свита без видимого несогласия залегает на эргываамской свите и представлена тонко переслаивающимися туфопесчаниками и кислыми туфами. Данная свита подразделяется на три толщи, в состав которых входят 11 пачек (Белый и др., 1997; Белый, Белая, 1998). Растительные остатки, которые относятся к усть-эмунэрэтскому флористическому комплексу, были собраны из светло-серых и белых пепловых туфов и туфопесчаников в верхней части пачки em-2 (рис. 1). Возраст флороносных отложений является дискуссионным и ранее определялся в интервале от сеномана до кампана включительно (Лебедев, 1987; Белый, Белая, 1998; Герман, 1999; Котляр и др., 2001; Котляр, Русакова, 2004; Тихомиров и др., 2006; Жуланова и др., 2007; Tikhomirov et al., 2012). На основании изучения усть-эмунэрэтского флористического комплекса и сравнения его с надежно датированными комплексами соседних регионов нами (Моисеева, Соколова, 2014) был сделан вывод о наиболее вероятном позднесантонском возрасте этой флоры (возможно, включая ранний сантон и начало кампана).

Коллекция ископаемых растений хранится в Геологическом институте РАН (колл. № 3392) и насчитывает более 500 экз., из которых 105 – представители хвойных растений. Эта группа представлена в усть-эмунэрэтском флористическом комплексе отпечатками, субкрустациями (минеральными пленками, отображающими структуру внутренней поверхности кутикулы, которые образуются в результате фоссилизации, когда устойчивая кутикула отслаивается от разлагающейся ткани и в образовавшуюся щель проникает ми-

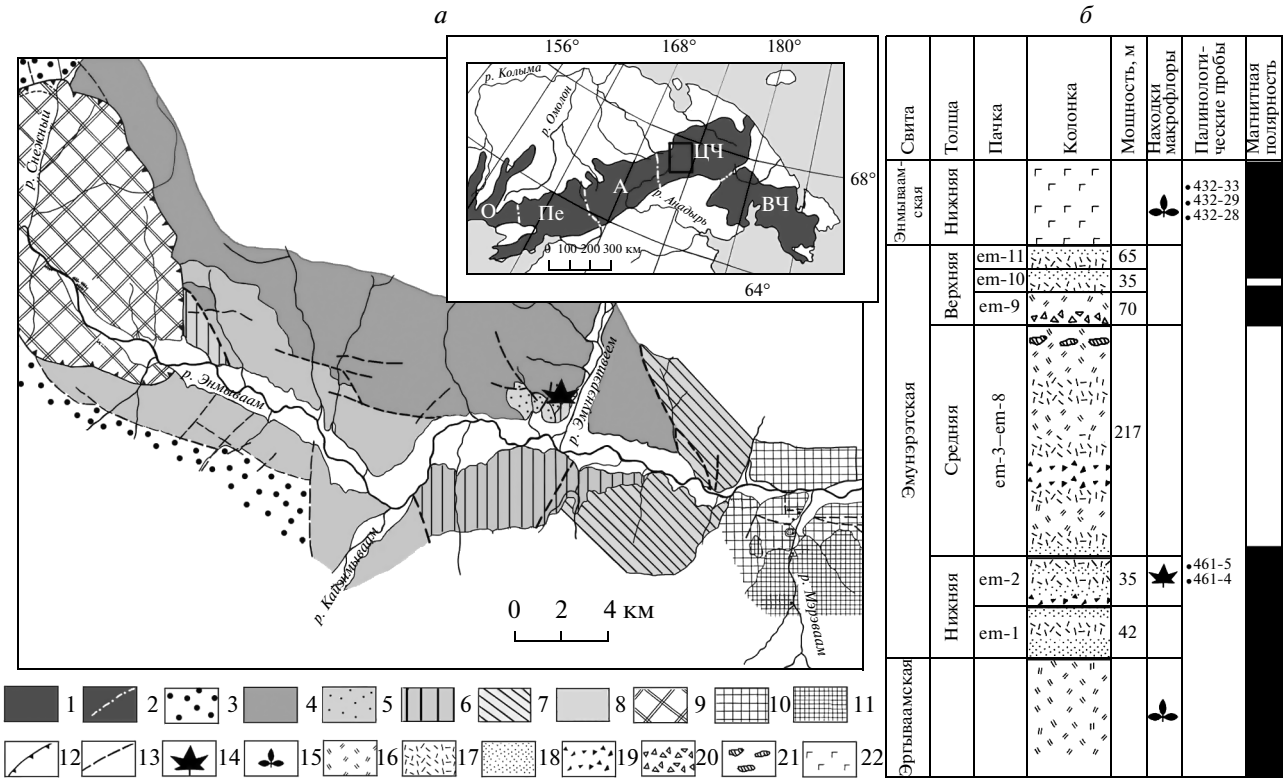


Рис. 1. Схематическая геологическая карта (*а*) и разрез (*б*) бассейна р. Энмываам Центральной Чукотки (по: Белый и др., 1997; Белый, 2008, с изменениями). Обозначения: 1 – вулканогенно-осадочные образования Охотско-Чукотского вулканогенного пояса; 2 – границы секторов ОЧВП (О – Охотского, Пе – Пенжинского, А – Анадырского, ЦЧ – Центрально-Чукотского секторов, ВЧ – Восточно-Чукотской фланговой зоны); 3 – коэквуньская свита; 4 – эргываамская свита; 5–8 – эмунэрэтская свита: 5 – нижняя толща, 6 – средняя толща, 7 – верхняя толща, 8 – неразделенные образования; 9 – кальдерный комплекс Снежинской кальдеры; 10, 11 – энмываамская свита: 10 – нижняя толща, 11 – верхняя толща; 12 – границы Снежинской кальдеры; 13 – разрывные нарушения; 14 – местонахождение усть-эмунэрэтского флористического комплекса; 15 – флористические комплексы неопределенного типа; 16 – игнимбриты; 17 – туфы; 18 – песчаники и туфопесчаники; 19 – туфобрекчии; 20 – массивные игнимбриты; 21 – линзовидно-полосчатые игнимбриты; 22 – базальты.

неральный раствор, успевающий затвердеть до разрушения кутикулы (Красилов, Макулбеков, 1996)), и минерализованными, не поддающимися мацерации остатками фитолейм облиственных побегов и дисперсных листьев, а также семенами и разнообразными семенными чешуями, микро- и макростробилами, некоторые из которых находятся в органической связи с побегами.

Среди хвойных нами были определены 18 видов. Следует учитывать, что многочисленность выделенных таксонов может не отражать естественного разнообразия, так как включает таксоны, выделенные по формальной классификации, которые в сочетании могут принадлежать одному растению.

Преобладающими по таксономическому разнообразию в комплексе являются хвойные семейства Pinaceae. Они представлены побегами Pseudolarix kolymensis Samylina, семенами Pityospermum piniformis Samylina, P. minutum Samylina, P. semiovale Samylina, шишечными чешуями Pityolepis sp. 1, 2, 3 и Cedrus lopatinii Heer.

В коллекции также присутствуют дисперсные линейные листья, отнесенные по морфологии к видам P. staratschinii (Heer) Nathorst и Pityophyllum sp. За неимением данных по эпидерме, мы формально предполагаем их принадлежность к семейству сосновых.

Хвойные семейства Cupressaceae s. l. представлены преобладающими по числу полиморфными побегами, отнесенными нами к новому виду Sequoiadendron tchucoticum A. Sokolova, sp.nov. Также встречаются побеги распространенного вида Cupressinocladus cretaceus (Heer) Seward, полиморфные побеги Sequoia aff. antiqua Samylina, семенные шишки Sequoites sp., побеги Glyptostrobus comoxensis Bell, несущие одиночные микростробилы, и побеги Parataxodium neosibiricum Sveshnikova et Budantsev с двурядным расположением очередных или супротивных линейно-ланцетных листьев.

Из хвойных неясного систематического положения встречаются единичные побеги Elatocladus albertaensis Bell, идентичные таковым из верхнемеловых отложений Западной Канады (Bell, 1963), а также побеги Elatocladus sp. с густо расположенными лодочковидными листьями. Определение систематического положения этих видов требует дальнейших исследований с изучением эпидермальных структур.

Процесс предварительной обработки и препарирование образцов, а также изучение особенностей морфологии ископаемых хвойных проводились под бинокулярным микроскопом Leica M165C. После этого образцы фотографировались с помощью фотоаппарата NIKON D60 и Leica DFC420 C общим планом и в деталях.

Для уточнения систематической принадлежности ископаемых хвойных впервые для растений из этого комплекса изучены особенности микроструктур облиственных побегов. Сохранность материала не позволяет изучать кутикулу, следуя стандартным методикам мацерации в смеси Шульце. Очень небольшие фрагменты минерализованных фитолейм, которые удавалось отделить от породы, рассыпались при попытках мацерации. Однако даже при изучении объектов под бинокулярным микроскопом при больших увеличениях нами были отмечены сохранившиеся на породе отпечатки эпидермальных структур – субкрустации. Далее в сканирующем электронном микроскопе (СЭМ) Tescan Vega (ПИН РАН) мы исследовали не напыленные золотом штуфы, на которых особенности эпидермальных структур проявились более четко. Помимо субкрустаций в СЭМ, также исследовались фрагменты минерализованных фитолейм, на поверхности которых в некоторых местах были выявлены структуры внешней поверхности эпидермы. Эти не часто используемые методики позволили нам выявить некоторые черты топографии эпидермы, строения покровных клеток и устьичных аппаратов. Новые данные позволяют достоверно определить семейственную, а в сочетании с особенностями морфологии, родовую и видовую принадлежность ископаемых побегов.

Как отмечалось в работе В.А. Красилова и Н.М. Макулбекова (1996), сохранение тонких структур морфологии и клеточного строения на отпечатках ископаемых растений – явление отнюдь не исключительное, а, напротив, широко распространенное. Из этого следует, что вышеописанные методики могут иметь массовое применение. Их использование с привлечением современного оборудования для ископаемых растений аналогичной формы сохранности может в значительной степени изменить наше представление о ранее изученных флористических комплексах.

Сохранность материала такова, что интерпретация полученных данных по некоторым микроструктурным признакам может вызывать сомнения. Так, например, неоднородность породы может повлечь за собой неоднозначное восприятие топографии эпидермы. В спорных случаях мы отмечали изученный признак знаком (?). Однако большее число изученных нами признаков, включая такие значимые для валидного определения ископаемых хвойных признаки эпидермы, как размеры, ориентация и строение устьичных аппаратов, число побочных клеток в устьичных аппаратах, форма, расположение и размер покровных клеток, не вызывали сомнений и позволили нам отнести ископаемые побеги к семейству Cupressaceae sensu lato. В сочетании с данными по морфологии эти признаки дали возможность сделать вывод о принадлежности этих растений к роду Sequoiadendron, а точнее, к возможной предковой форме единственного современного вида этого рода S. giganteum.

СИСТЕМАТИКА

ОТДЕЛ PINOPHYTA

КЛАСС PINOPSIDA

СЕМЕЙСТВО CUPRESSACEAE RICHARD EX BARTLING, 1830 SENSU LATO

Род Sequoiadendron Buchholz, 1939

Sequoiadendron tchucoticum A. Sokolova, sp. nov.

Табл. XIV, фиг. 1–8, табл. XV, фиг. 1–8 (см. вклейку)

Название вида tchucoticum *лат.* – от Чукотского п-ва.

Голотип – ГИН РАН, № 3392/396, полиморфный облиственный побег; п-ов Чукотка, верховья р. Энмываам, устье левого притока р. Эмунэрэтвеем; верхний мел, сантон–кампан, нижняя часть эмунэрэтской свиты, обозначен здесь (табл. XIV, фиг. 1; табл. XV, фиг. 1, 2, 4–6, 8).

Diagnosis. Twigs irregularly spirally branched. Distance between branching nodes 2–10 mm. Leaves spirally densely arranged. Three main types of leaves: (1) appressed, scale-like, 1–3 × 1 mm; (2) subulate, 3–5 (8.5) × 1.8 mm, with long deccurent base and acute triangular apex, upper half (third) deviating at angle 15°; (3) falcate, 2–3 × 1.5 mm with pronounced abaxial keel, long deccurent base, and acute apex; upper half deviating at angle 70°–90°; locate at base of new branch. Leaves amphistomatic. Stomatal band consists of 3–4 irregular rows on adaxial surface. Stomata amphicyclic with 6–7 subsidiary cells. Stomatal aperture elliptic, mainly oblique, 25–30 × 15 μm. Guard cells sunken. Ordinary epidermal cells rectangular, with tapered angles, longer and thinner near leaf margins, 15–20 × 40–50 μm in median zones and up to 10–15 × 90–100 (150) μm in marginal zones, length/width ratio up to 15/1.

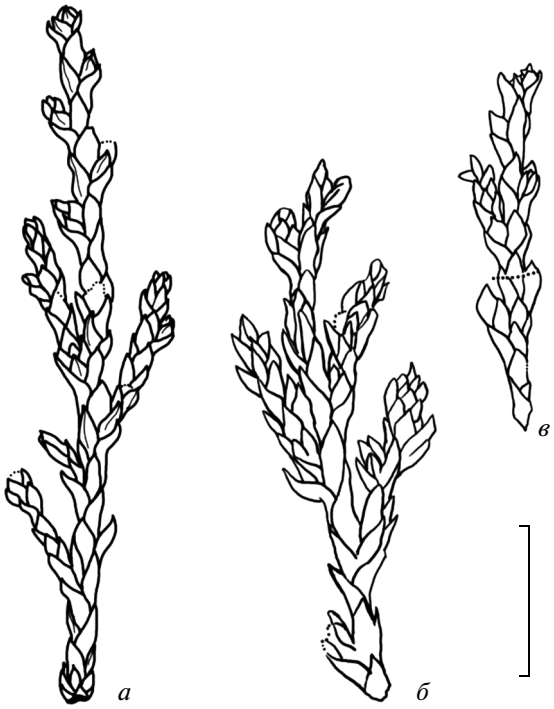


Рис. 2. Sequoiadendron tchucoticum A. Sokolova, sp. nov., прорисовки побегов: *а* – экз. № 3392/390; *б* – экз. № 3392/410; *в* – голотип № 3392/396. Длина масштабной линейки 1 см.

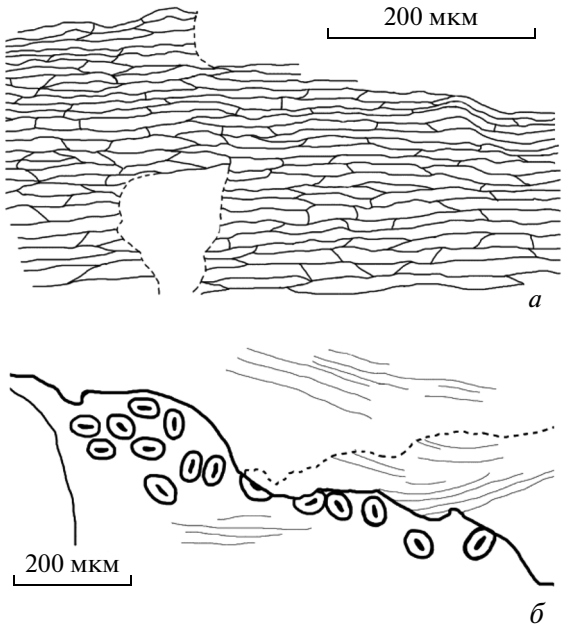


Рис. 3. Sequoiadendron tchucoticum A. Sokolova, sp. nov., голотип ГИН, № 3392/396, прорисовки: *а* – табл. XV, фиг. 2, покровные клетки эпидермы; *б* – табл. XV, фиг. 5, устьичная полоса на внутренней поверхности кутикулы с различно ориентированными устьичными аппаратами.

О п и с а н и е (рис. 2–4). В коллекции имеются отпечатки чешуелистных побегов с густым листорасположением и с ветвлением до четырех порядков (табл. XIV, фиг. 1–8; рис. 2). Расстояние между узлами ветвлений конечных побегов 2–10 мм. Угол выхода боковых ветвей острый, варьирующий в пределах 15°–40°. Ось побега цилиндрическая, прямая или меняющая направление после ветвления, расширяющаяся в узлах, диаметром 1.0–1.5 мм у конечных и до 3.5 мм у осевых побегов. Ветвление побегов очередное, спиральное, однако некоторые побеги распростерты в одной плоскости, что обусловлено формой сохранности. Листья располагаются по спирали, очень густо на конечных побегах и более редко на осевых побегах. Конечные побеги часто короткие, 2–4 мм в длину, отходят от побегов предыдущего порядка под углом, варьирующим в пределах 15°–40° (табл. XIV, фиг. 4, 5). В некоторых местах прослеживается дальнейшее прорастание таких побегов с изменением морфологии листьев (табл. XIV, фиг. 6). В системе побегов прослеживаются три основных типа листьев с переходными стадиями: 1) прижатые чешуевидные, длиной 1–3 мм, шириной 1 мм, с острой треугольной верхушкой и широким низбегающим основанием; 2) прямые шиловидные, 3–5 (8.5) мм в длину и 1.5–1.8 мм в ширину, с широким, длиннонизбегающим основанием и острой треугольной верхушкой, отходящей от побега более чем на треть; верхняя треть (до половины) листьев отставлена от оси под углом до 15°; 3) сильно серповидно изогнутые, 2–3 × 1.5 мм, с выраженным килем, изогнутой к оси заостренной верхушкой и длиннонизбегающим основанием; верхняя половина этих листьев отставлена под углом до 70°–90°; чаще всего располагаются в основаниях побегов следующего порядка. В целом, листья на конечных побегах более короткие и изометричные, чем листья осевых побегов. Края всех листьев ровные. Характерной особенностью побегов с тремя или четырьмя порядками ветвления является присутствие на главной оси одиночных листьев третьего типа, которые указывают на места ответвлений опавших побегов (табл. XIV, фиг. 7). В целом, следует отметить общую морфологическую неоднородность побегов.

Листья амфистомные. На адаксиальной стороне листьев устьица расположены в нечетко ограниченных полосах. В самом широком месте устьичная полоса состоит из 3–4 неправильных рядов устьичных аппаратов. Устьица разноориентированные, устьичная щель расположена преимущественно косо по отношению к длине листа (табл. XV, фиг. 5, 6; рис. 3, *б*). Устьичные аппараты амфициклические или неполно амфициклические, с 6–7 побочными клетками, в некоторых случаях прослеживаются полярные и латеральные (табл. XV, фиг. 7, 8; рис. 4, *а*, *б*). По толщине

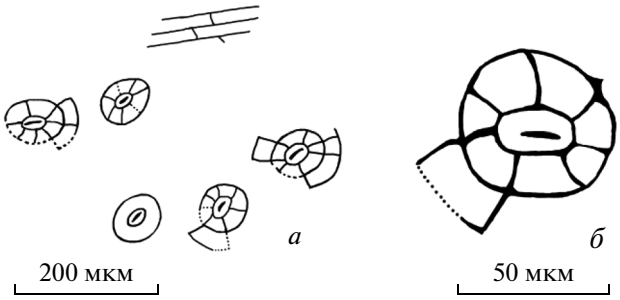


Рис. 4. Sequoiadendron tchucoticum A. Sokolova, sp. nov., прорисовки: *а* – экз. № 3392/399, табл. XV, фиг. 7, устьичные аппараты на адаксиальной стороне листа, *б* – голотип ГИН, № 3392/396, табл. XV, фиг. 8, устьичный аппарат.

стенок они не отличаются от обычных покровных клеток. Венечные клетки, иногда общие между соседними аппаратами (?), полностью или частично окружают устьице. Устьичная щель эллипсоидальной формы достигает 25–30 мкм в длину и 15 мкм в ширину (табл. XV, фиг. 8; рис. 4, *а*, *б*).

Абаксиальная сторона листьев за счет специфики сохранности изучалась только с внешней стороны. На ней встречены одиночные устьичные аппараты сходного размера и, вероятно, строения (?). Замыкающие клетки с наружной стороны вздутые (табл. XV, фиг. 6).

Покровные клетки безустьичных зон прямоугольной и удлиненно-треугольной формы с преимущественно скошенными углами (табл. XV, фиг. 1–4; рис. 3, *а*). Ближе к краям листа клетки становятся длиннее и уже, достигая соотношения длина/ширина – 15/1. Размеры клеток варьируют от 40–50 × 15–20 мкм в средней части листа до 90–100 (150) × 10–15 мкм в краевых зонах. Антиклинальные стенки клеток прямые или слегка извилистые, в виде неровных ребер (последствия фоссилизации?); периклинальные стенки слегка выпуклые. Покровные клетки устьичных зон 20–50 × 15–30 мкм, многоугольные, в основном удлиненные, реже изометричные.

Сравнение. Единственным ископаемым представителем рода Sequoiadendron с изученным эпидермальным строением является S. microphyllum, описанный из верхнемеловых отложений аркагалинской свиты северо-востока России (Самылина, 1988). Этот вид имеет лишь отдаленное морфологическое сходство с изученными побегами нового вида, проявляющееся в таких признаках, как разветвленность побегов в одной плоскости, а также форма и густота расположения листьев. Новый вид отличается от S. microphyllum меньшими размерами листьев и более острым углом отхождения листьев от оси, отсутствием киля как устойчивого признака для всех типов листьев, а также характеризуется значительно более неоднородными побегами с варьирующими типами листьев. Обращает на себя внимание сходство в строении эпидермы этих двух видов, которое проявляется в топографии устьичных полос, строении и ориентации устьичных аппаратов, форме покровных клеток. Отличия носят количественный характер и относятся к размерам клеток и устьичных аппаратов, а также числу устьичных аппаратов в устьичных полосах.

С видом S. chaneyi, описанным из неогеновых отложений Западной Невады (США) (Axelrod, 1956), новый вид сходен по общей морфологии вегетативных побегов, расположению, размерам и форме чешуевидных листьев. Новый вид отличается от североамериканского большим полиморфизмом побегов и наличием нескольких типов листьев. Более того, для североамериканского вида не известно эпидермальное строение, что затрудняет сравнение.

Побеги S. tchucoticum более всего похожи на побеги единственного современного представителя рода секвойядендрон – S. giganteum (табл. XIV, фиг. 11; рис. 5). Сходство по морфологии практически полное. Оно проявляется в наличии тех же морфотипов листьев, угле отхождения побегов от оси, в размерных характеристиках листьев. Отличия проявляются в большей разветвленности и неоднородности побегов нового вида, и меньшем расстоянии между узлами ветвления его конечных побегов. Сходство по строению эпидермы проявляется в характерной форме покровных клеток со скошенными углами, которые достигают соотношения длина/ширина – 15/1, общей топографии эпидермы, а также в строении и ориентировке амфициклических устьичных аппаратов.

Замечания. В коллекции также присутствуют семенные шишки секвойевого типа Sequoites sp. (табл. XIV, фиг. 9, 10). Одна из них располагается на фрагменте побега около 7 мм в длину, с чешуевидными листьями, аналогичными листьям первого типа нового вида (см. описание). Шишки терминальные, одиночные, округлой формы, 9–11 × 11–13 мм. Ось шишек около 1.7–2.0 мм в диаметре. На шишку приходятся около 10–13 шишечных чешуй. Чешуи деревянистые, пельтатные, расположены по спирали, щитки ромбической формы, размером 2–3 × 4–6 мм. Характерно присутствие глубокой горизонтальной борозды и слабо развитого срединного острия. Можно сделать предположение, что эти шишки могли относиться к материнскому растению побегов нового вида. В то же время, в усть-эмунэрэтском флористическом комплексе присутствуют секвойеподобные побеги с линейно-ланцетными листьями, определенные нами как Sequoia aff. antiqua. Как известно, морфологические типы побегов секвой также включают чешуелистные, а со-

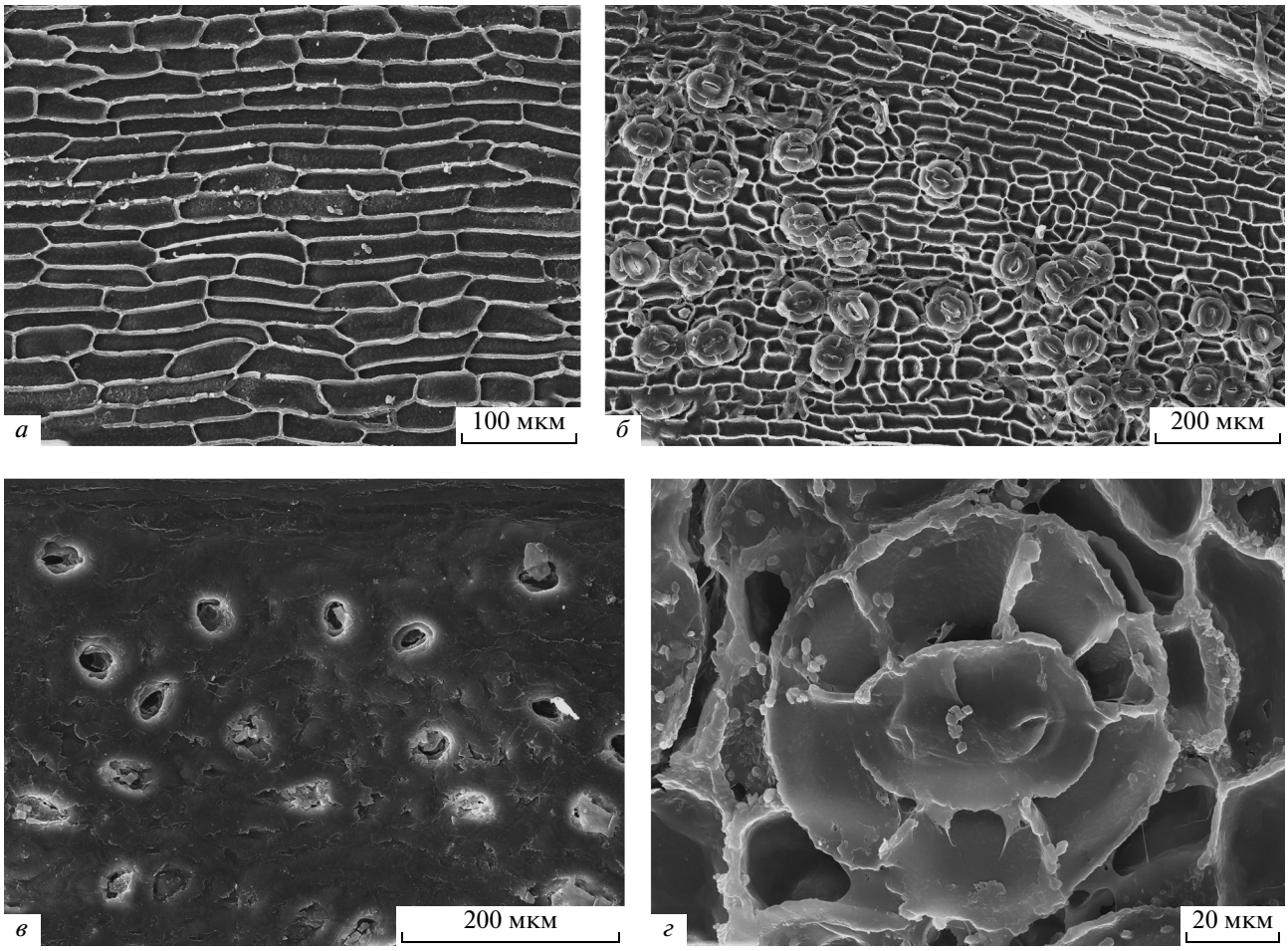


Рис. 5. Sequoiadendron giganteum (Lindley) Buchholz, современный вид, эпидермальное строение: *а* – покровные клетки безустьичной зоны; *б* – устьица на адаксиальной стороне листа; *в* – устьица на внешней поверхности абаксиальной стороны листа; *г* – устьичный аппарат.

ответственно, мы не можем с уверенностью утверждать, что изученные нами шишки имеют прямое отношение к новому виду. Возможно, в дальнейшем при возобновлении полевых исследований в данном регионе удастся обнаружить шишки в органической связи с побегами и с большей долей вероятности делать выводы об их принадлежности.

Материал. 15 облиственных побегов из колл. № 3392: №№ 387, 390–392, 394–396 (голотип), 397, 399, 400, 402, 403, 410, 473, 507; п-ов Чукотка, верховья р. Энмываам, устье левого притока р. Эмунэрэтвеем; верхний мел, сантон–кампан, нижняя часть эмунэрэтской свиты.

ОБСУЖДЕНИЕ

При работе с побегами нового вида мы столкнулись с проблемой определения их родовой и семейственной принадлежности. Данные по общей морфологии оказались недостаточными даже для определения семейства, к которому изученные побеги могли принадлежать. Вследствие этого мы стали искать пути исследования микроструктурных особенностей, которые, в результате, оказались определяющими, так как в совокупности с данными по морфологии помогли однозначно решить эту задачу. В то же время, для целей палеофлористики и для освещения полного спектра таксонов, к которым могут относить аналогичные по морфологии побеги, нами было проведено более обширное сравнение, выходящее за рамки рода Sequoiadendron.

По общей морфологии эти побеги могли бы быть отнесены к представителям современных семейств Podocarpaceae (чешуевидным морфотипам побегов Dacrydium Lambert и Podocarpus Persoon) и Cupressaceae s. l. (чешуевидным морфотипам современных родов Sequoia, Glyptostrobus Endlicher, а также Sequoiadendron, Athrotaxis D. Don и ископаемых родов Athrotaxites Unger и Athrotaxopsis Fontaine). Также побеги, сходные по

морфологии, часто относят к формальному роду Brachyphyllum Lindley et Hutton ex Brongniart, emend. Harris.

Белый и Б.В. Белая (1998) описали усть-эмунэрэтский палинокомплекс и отметили преобладающее количество пыльцы Taxodiaceaepollenites-Cupressaceaepollenites, а также часто встречающуюся пыльцу Podocarpaceae (Podocarpidites Cookson et Couper, Dacrydiumites (Cookson) Harris, Phyllocladidites Cookson et Couper). Это дало нам возможность изначально предположить возможность отнесения этих побегов к семействам Podocarpaceae и Cupressaceae sensu lato. Данные эпидермального анализа только подтвердили эти предположения, а также убедили нас в том, что по топографии эпидермы, особенностям строения устьичных аппаратов и покровных клеток, ископаемые побеги не могут быть отнесены к подокарповым, а определенно являются представителями семейства кипарисовых (Cupressaceae s. l.).

От представителей рода Sequoia, сходных по морфологии чешуевидных морфотипов листьев, топографии устьичных полос, строению амфициклических устьичных аппаратов, форме и размерам покровных клеток, новый вид отличается отсутствием линейно-ланцетных листьев, не выявленных при столь значительной выборке с различными переходными фазами полиморфных побегов.

От представителей рода Glyptostrobus, также сходных по морфологии чешуевидных морфотипов листьев, новый вид, помимо отсутствия линейно-ланцетных морфотипов листьев, отличается наличием сильно удлиненных покровных клеток, длина которых может до 15 раз превышать ширину, в то время как у представителей рода Glyptostrobus это соотношение редко превышает 4/1 (Свешникова, 1963).

По некоторым особенностям морфологии побегов новый вид сходен с Pagiophyllum parvum Samylina, Golovneva et Shczepetov, выделенным на основании морфологического изучения без упоминания эпидермальных особенностей из турон-коньякских отложений р. Армань Магаданской области (Герман и др., 2012). От последних новый вид отличается большей неоднородностью побегов, более густым листорасположением и отхождением листьев менее чем наполовину от оси побегов.

Идентичные по морфологии побеги, без приведения эпидермальных данных, были описаны Филипповой и Л.Н. Абрамовой (1993) из нижнетуронских отложений р. Гедан под названием Brachyphyllum sp.

Ранее побеги в ассоциации с семенными шишками сходной морфологии относили к роду Athrotaxopsis, выделенному в потомакской флоре Северной Америки без описания эпидермального строения (Fontaine, 1889). Э. Берри (Berry, 1911) указывал, что морфологически побеги Athrotaxopsis близки Sequoiadendron и Athrotaxites, но шишки он сравнивал с таковыми рода Sequoia. Красилов (1967) в работе, посвященной раннемеловой флоре Южного Приморья, отмечал, что от родов Athrotaxis и Athrotaxites род Athrotaxopsis отличается не только строением шишек, но и особенностями строения эпидермы листьев и рассматривал его как самостоятельный род, близкий к Sequoiadendron.

Позже ревизией родов Athrotaxopsis и Athrotaxites занимались Ч. Миллер и К. ЛаПаша (Miller, LaPasha, 1983, 1984), которые, изучив типовые коллекции, выявили идентичность представителей обоих родов. Руководствуясь правилами приоритета, авторы предложили отменить родовое название Athrotaxopsis, предложенное В. Фонтейном, сохранив при этом род Athrotaxites, выделенный Ф. Унгером (Unger, 1849). По морфологии побегов и семенных шишек, а также по основным эпидермальным признакам авторы ревизии сближали ископаемый род Athrotaxites с современным родом Athrotaxis. Морфология побегов этих родов (более толстые побеги и более упорядоченное листорасположение на побегах, наличие других морфотипов листьев), наряду с эпидермальными отличиями (преимущественно моноциклические устьичные аппараты, топография устьичных полос и др.), не соответствует характеристикам изучаемых нами побегов, вследствие чего их отнесение к роду Athrotaxites так же, как и к роду Athrotaxis, неприемлемо.

В то же время, стоит отметить, что Миллер и ЛаПаша (Miller, LaPasha, 1983) указывали на необходимость обособления приморских экземпляров, описанных Красиловым (1967) как Athrotaxites berryi Bell, в новый таксон по причине их отличия от типовых экземпляров вида. При этом, проводя ревизию родов, авторы не упомянули побеги с семенными шишками, описанные Красиловым в этой же работе под видовым названием Athrotaxites sutschanicus Krassilov и Athrotaxopsis expansa (Fontaine) Berry. В этой связи остается не выясненным, к каким таксонам следует относить эти хвойные. Решение этого вопроса требует дополнительных исследований, которые затрудняются полной утратой типового материла из Южного Приморья после наводнения во Владивостоке, где они хранились. Приморские хвойные, отнесенные к двум видам рода Athrotaxites, по описанию ближе к современному роду Athrotaxis, нежели трибе секвойевых, к которой принадлежит Sequoiadendron tchucoticum. Напротив, побеги “Athrotaxopsis expansa” имеют ряд сходств с изученными нами побегами. Среди сходных признаков у обоих видов можно отметить спиральное листорасположение чешуелистных побегов с морфотипами шиловидных листьев, толщину

осей побегов, амфистомность листьев, размеры амфициклических устьичных аппаратов, размеры и форму покровных клеток. Отличия проявляются в более густом расположении побегов нового вида, большем полиморфизме листьев, а также в редко встречающихся продольно расположенных устьичных аппаратах и в большем числе побочных клеток.

Также необходимо указать, что в органической связи с побегами "Athrotaxopsis expansa" в Приморье были обнаружены женские шишки, имеющие сходство с шишками Sequoites sp. из усть-эмунэрэтской флоры, ассоциирующими с побегами нового вида. Сходство проявляется в форме и размере шишек, числе шишечных чешуй и форме их ножки, наличии срединного острия на щитке. Различия проявляются в большем диаметре шишечной оси и наличии глубокой борозды на щитках у усть-эмунэрэтских экземпляров. В случае обнаружения приморских побегов "Athrotaxopsis expansa" в дисперсном виде, без органической связи с семенными шишками, их, по нашему мнению, так же как и изученные нами побеги, следовало бы относить к роду Sequoiadendron. Однако наличие семенных шишек такой морфологии этому противоречит. По всей видимости, приморские экземпляры следует относить к новому роду в рамках семейства Cupressaceae sensu lato.

Приведенный выше сравнительный обзор показывает сложность определения таксономического положения ископаемых побегов хвойных изученного типа по исключительно морфологическим критериям. Лишь знание микроструктурных особенностей, полученное с помощью исследования субкрустаций, позволило нам определиться с семейственной принадлежностью этих побегов. Данные по морфологии в нашем случае оказались вторичными и помогли выявить родовую принадлежность изученных остатков. Тем не менее, следует учитывать, что мы имеем дело с ограниченным числом признаков, касающихся исключительно вегетативных органов, которые, по сравнению с генеративными, проявляют у хвойных большую консервативность в геологической истории. На основании этих признаков мы можем отнести ископаемые побеги только к роду Sequoiadendron. Однако, весьма вероятно, что при дополнительных сборах в органической связи с побегами могут быть обнаружены женские генеративные органы, морфология и анатомия которых будет отличаться от таковых рода секвойядендрон, как, например, в случае с хвойными, описанными в работе Красилова под видовым названием Athrotaxopsis expansa. При этом принадлежность ископаемых остатков придется пересматривать и, вероятно, выделять новый таксон в рамках семейства Cupressaceae sensu lato.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Белый В.Ф. К проблеме фитостратиграфии и палеофлористики среднего мела Северо-Восточной Азии // Стратигр. Геол. корреляция. 1997. Т. 5. № 2. С. 51–59.

Белый В.Ф. Проблемы геологического и изотопного возраста Охотско-Чукотского вулканогенного пояса // Стратигр. Геол. корреляция. 2008. Т. 16. № 6. С. 64–75.

Белый В.Ф., Белая Б.В. Поздняя стадия развития Охотско-Чукотского вулканогенного пояса (верхнее течение р. Энмываам). Магадан: СКВНИИ ДВО РАН, 1998. 108 с.

Белый В.Ф., Райкевич М.И., Белая Б.В. Поздняя стадия развития северной части Охотско-Чукотского вулканогенного пояса // Стратигр. Геол. корреляция. 1997. Т. 5. № 5. С. 78–89.

Герман А.Б. Меловая флора Анадырско-Корякского субрегиона (Северо-Восток России): систематический состав, возраст, стратиграфическое и флорогенетическое значение. М.: ГЕОС, 1999. 122 с. (Тр. Геол. ин-та РАН. Вып. 529).

Герман А.Б. Альбская–палеоценовая флора Северной Пацифики. М.: ГЕОС, 2011а. 280 с.

Герман А.Б. Арманская флора Магаданской области и развитие флор в альбе–палеоцене Северной Пацифики // Стратигр. Геол. корреляция. 2011б. Т. 19. № 1. С. 72–87.

Герман А.Б., Головнева Л.Б., Щепетов С.В. Позднемеловая арманская флора Магаданской области: состав, возраст и новые виды растений // Палеонтол. журн. 2012. № 6. С. 82–91.

Головнева Л.Б., Щепетов С.В., Алексеев П.И. Чинганджинская флора (поздний мел, Северо-Восток России): систематический состав, палеоэкологические особенности и стратиграфическое значение // Чтения памяти А.Н. Криштофовича. Вып. 7. СПб.: Марафон, 2011. С. 37–61.

Жуланова И.Л., Русакова Т.Б., Котляр И.Н. Геохронология и геохронометрия эндогенных событий в мезозойской истории Северо-Востока Азии. М.: Наука, 2007. 358 с.

Котляр И.Н., Жуланова И.Л., Русакова Т.Б., Гагиева А.М. Изотопные системы магматических и метаморфических комплексов Северо-Востока России. Магадан: СВКНИИ ДВО РАН, 2001. 319 с.

Котляр И.Н., Русакова Т.Б. Меловой магматизм и рудоносность Охотско-Чукотской области: геолого-геохронологическая корреляция. Магадан: СВКНИИ ДВО РАН, 2004. 152 с.

Красилов В.А. Раннемеловая флора Южного Приморья. М.: Наука, 1967. 363 с.

Красилов В.А. Меловая флора Сахалина. М.: Наука, 1979. 182 с.

Красилов В.А., Макулбеков Н.М. Субкрустации растений // Палеонтол. журн. 1996. № 2. С. 125–128.

Лебедев Е.Л. Альбская флора и стратиграфия нижнего мела Западного Приохотья. М.: Наука, 1974. 147 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 254).

Лебедев Е.Л. Палеоботаническое обоснование стратиграфии меловых вулканогенных образований Ульинского прогиба (Охотско-Чукотский вулканогенный пояс) // Изв. АН СССР. Сер. геол. 1979. № 10. С. 25–39.

Лебедев Е.Л. Рекуррентное развитие флор Охотско-Чукотского вулканогенного пояса на рубеже раннего–позднего мела // Палеонтол. журн. 1982. № 2. С. 3–14.

Лебедев Е.Л. Стратиграфия и возраст Охотско-Чукотского вулканогенного пояса. М.: Наука, 1987. 175 с. (Тр. ГИН АН СССР. Вып. 421).

Моисеева М.Г. Новые покрытосеменные из позднемеловой усть-эмунэрэтской флоры Центральной Чукотки // Палеонтол. журн. 2014. № 6. С. 102–111.

Моисеева М.Г. Условия произрастания усть-эмунэрэтской флоры и сантон – кампанский климат Чукотки // Стратигр. Геол. корреляция. 2015. Т. 23. № 4. С. 64–75.

Моисеева М.Г., Соколова А.Б. Новые данные о составе и возрасте усть-эмунэрэтской флоры бассейна р. Энмываам (Центральная Чукотка) // Стратигр. Геол. корреляция. 2014. Т. 25. № 3. С. 45–63.

Самылина В.А. Аркагалинская стратофлора Северо-Востока Азии. Л.: Наука, 1988. 132 с.

Свешникова И.Н. Атлас и определить современных и ископаемых представителей семейства Sciadopityaceae и Taxodiaceae на основании строения эпидермиса листьев // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. 1963. Сер. 8. Вып. 4. С. 205–229.

Свешникова И.Н. Позднемеловые хвойные Советского Союза. I. Ископаемые хвойные Вилюйской синеклизы // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. 1967. Сер. 8. Вып. 6. С. 177–204.

Тихомиров П.Л., Акинин В.В., Исполатов В.О. и др. Возраст северной части Охотско-Чукотского вулканогенного пояса: новые данные Ar-Ar и U-Pb геохронологии // Стратигр. Геол. корреляция. 2006. Т. 14. № 5. С. 67–81.

Филиппова Г.Г. Новые меловые растения из бассейна р. Паляваам // Колыма. 1972. № 2. С. 36–38.

Филиппова Г.Г. Позднемеловые флоры Северо-Востока Азии // Континентальный мел СССР. Владивосток: БПИ ДВО АН СССР, 1990. С. 127–131.

Филиппова Г.Г., Абрамова Л.Н. Позднемеловая флора Северо-Востока России. М.: Недра, 1993. 348 с.

Щепетов С.В. Среднемеловая флора чаунской серии (Центральная Чукотка): стратиграфическое положение, систематический состав, атлас растений. Магадан: СВКНИИ ДВО АН СССР, 1991. 50 с.

Щепетов С.В., Головнева Л.Б. Позднемеловая флора из вулканогенных образований Северного Приохотья (Охотско-Чукотский вулканогенный пояс) // Палеоботаника. Т. 1. СПб.: Марафон, 2010. С. 45–95.

Axelrod D.I. Mio-Pliocene floras from West-Central Nevada // Univ. Calif. Publ. Geol. Sci. 1956. V. 33. P. 1–316.

Axelrod D.I. A Pliocene Sequoiadendron forest from Western Nevada // Univ. Calif. Publ. Geol. Sci. 1962. V. 39. P. 195–268.

Bell W.A. Upper Cretaceous floras of the Dunvegan, Bad Heart and Milk River formations of Western Canada // Geol. Surv. Canad. Bull. 1963. №. 94. P. 1–178.

Berry E.W. Systematic paleontology of the Lower Cretaceous deposits of Maryland: Pteridophyta; Cycadophytae; Gymnospermae; Monocotyledonae; Dicotyledonae. Baltimore: Johns Hopkins Press, 1911. P. 214–597.

Buchholz J.T. The Generic segregation of the Sequoias // Amer. J. Bot. 1939. V. 26. № 7. P. 535–538.

Farjon A. A Handbook of the World's Conifers. V. 2. Leiden: Brill Acad. Publ., 2010. P. 533–1111.

Florin C.R. Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Coniferales und Cordaitales. Erster Teil: Morphologie und Epidermisstruktur der Assimilationsorgane bei den rezenten Koniferen // Kongl. Svenska Vetenskapsakad. 1931. Handl. 10 (1). S. 1–588.

Fontaine W.M. The Potomac or younger Mesozoic flora // U.S. Geol. Surv. Monogr. 1889. V. 15. 377 p.

Kunzmann L. Koniferen der Oberkreide und ihre Relikte im Tertiär Europas. Ein Beitrag zur Kenntniss ausgestorbener Taxodiaceae und Geinitziaceae fam. nov. // Abh. Staat. Mus. Miner. Geol. Dresden. 1999. Bd 45. S. 7–191.

Miller C.N., LaPasha C.A. Structure and affinities of Athrotaxites berryi Bell, an Early Cretaceous conifer // Amer. J. Bot. 1983. V. 70. № 5. P. 772–779.

Miller C.N., LaPasha C.A. Flora of the Early Cretaceous Kootenai Formation in Montana, conifers // Palaeontogr. Abt. B. 1984. V. 193. P. 1–17.

Tikhomirov P.L., Kalinina E.A., Moriguti T. et al. The Cretaceous Okhotsk-Chukotka Volcanic Belt (NE Russia): geology, geochronology, magma output rates, and implications on the genesis of silicic LIPs // J. Volcanol. Geothermal Res. 2012. V. 221–222. P. 14–32.

Unger F. Einige interessante Pflanzenabdrücke aus der königl Petrefaktensammlung in Munchen // Bot. Zeitung. 1849. V. 7. P. 345–353.

Объяснение к таблице XIV

Фиг. 1–8. Sequoiadendron tchucoticum A. Sokolova, sp. nov., общий вид и фрагменты полиморфных облиственных побегов: 1 – голотип ГИН, № 3392/396; 2, 7 – экз. № 3392/395: 2 – общий вид, 7 – увеличенный фрагмент; 3 – экз. № 3392/473; 4, 5 – экз. № 3392/392: 4 – увеличенный фрагмент, 5 – общий вид; 6 – экз. № 3392/394, фрагмент; 8 – экз. № 3392/410.

Фиг. 9, 10. Sequoiites sp., семенные шишки, ассоциирующие с побегами нового вида: 9 – экз. № 3392/412; 10 – экз. № 3392/413, шишка на фрагменте побега с чешуевидными листьями.

Фиг. 11. Sequoiadendron giganteum (Lindley) Buchholz, современный, общий вид побега с увеличенным фрагментом.

Длина масштабной линейки для фиг. 1–5, 11 – 1 см, для фиг. 6–10 – 5 мм.

Объяснение к таблице XV

Фиг. 1–8. Sequoiadendron tchucoticum A. Sokolova, sp. nov., СЭМ: 1, 2, 4–6, 8 – голотип ГИН, № 3392/396: 1 – общий вид листа; 2 – участок эпидермы в средней части листа, ближе к основанию; 4 – участок с покровными клетками эпидермы; 5 – устьичная полоса на внутренней поверхности кутикулы с разноориентированными устьичными аппаратами, частично перекрытая кутикулой противоположной стороны листа; 6 – устьичные аппараты на внешней поверхности кутикулы; 8 – устьичный аппарат; 3 – экз. № 3392/395, участок с покровными клетками эпидермы; 7 – экз. № 3392/399, участок устьичной полосы.

A New Species of the Genus *Sequoiadendron* Buchholz (Cupressaceae) from the Upper Cretaceous of the Enmyvaam River Basin, Central Chukotka

A. B. Sokolova, M. G. Moiseeva

A new conifer species, *Sequoiadendron tchucoticum* A. Sokolova from the Emuneret Formation on the Enmyvaam River (Anadyr River Basin) is described. It is established based on a thorough study of the morphology and epidermal features of shoot impressions, using scanning electron microscopy. The new species has polymorphic nonuniform shoots with helical branching and three main leaf types: scalelike, subulate, and falcate. Leaves are amphistomatic; amphicyclic stomata are mostly obliquely arranged; ordinary epidermal cells are rectangular, frequently with oblique end walls, and their length-to-width ratio reaches 15 : 1. Shoots of the new species prevail among conifers of the Ust'-Emuneret Floral Assemblage. The age of the deposits enclosing the assemblage is debated; according to the latest data, it is estimated as Santonian–Early Campanian.

Keywords: Cupressaceae sensu lato, conifers, *Sequoiadendron*, Late Cretaceous, Central Chukotka, Okhotsk–Chukotka Volcanogenic Belt

Таблица XIV

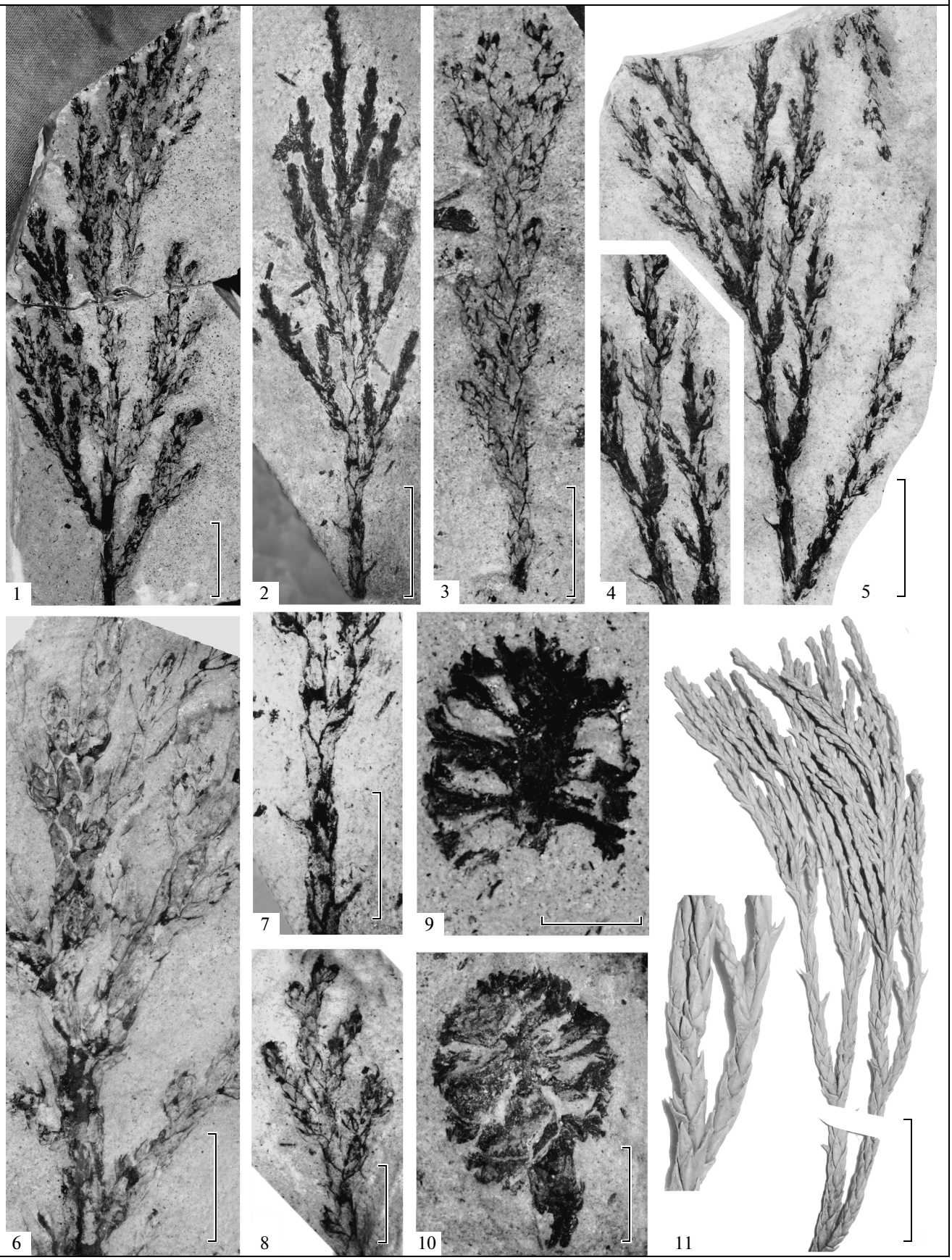
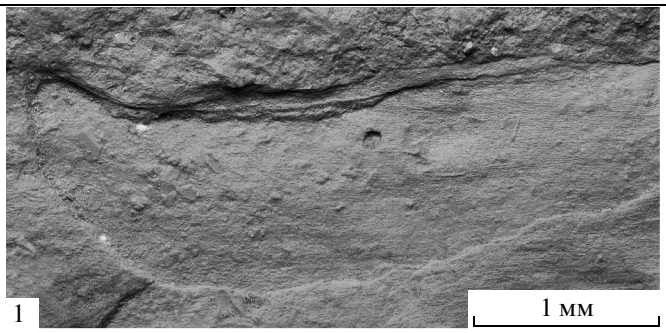
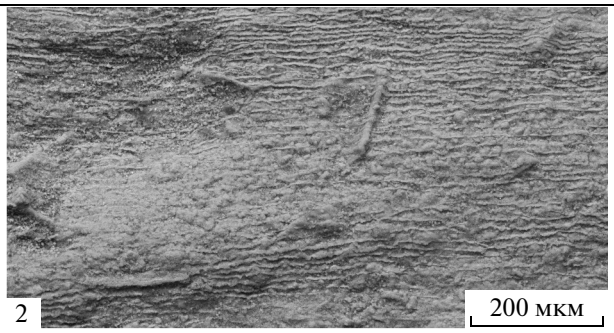
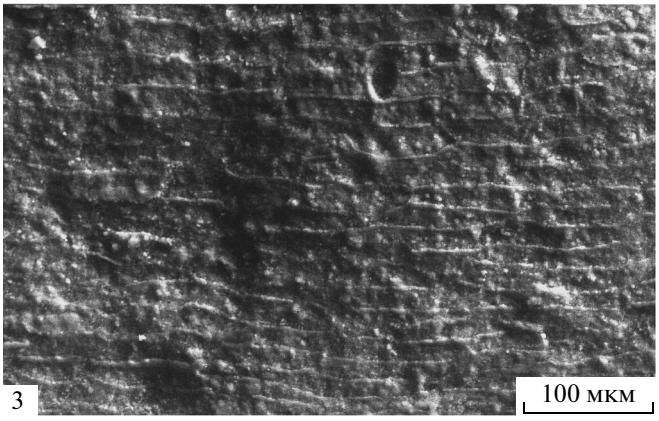
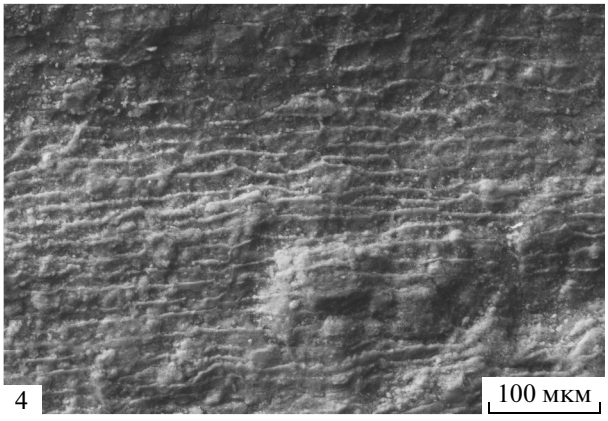


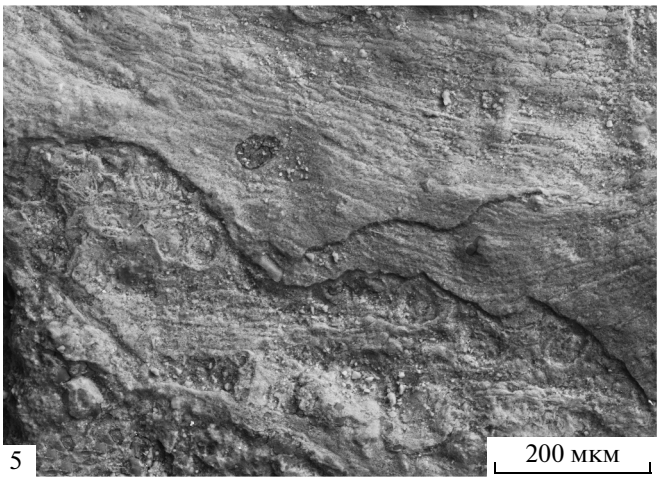
Таблица XV

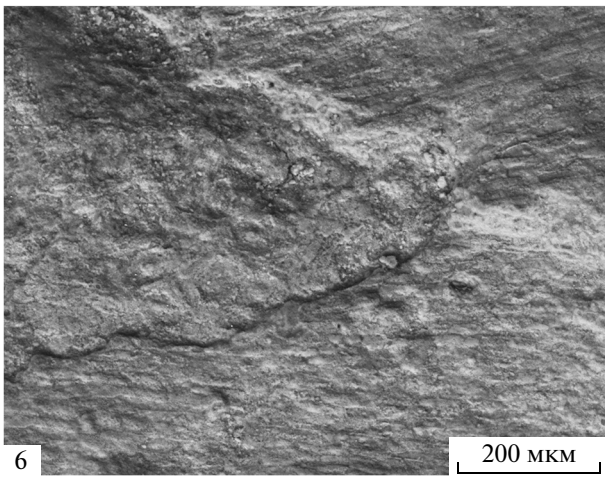

1
1 мм

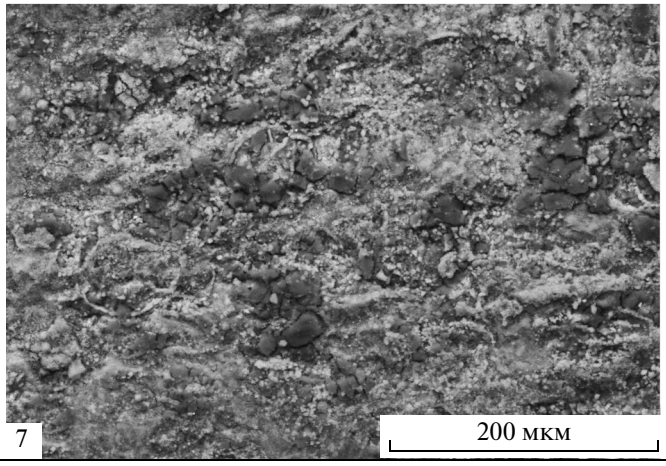

2
200 мкм

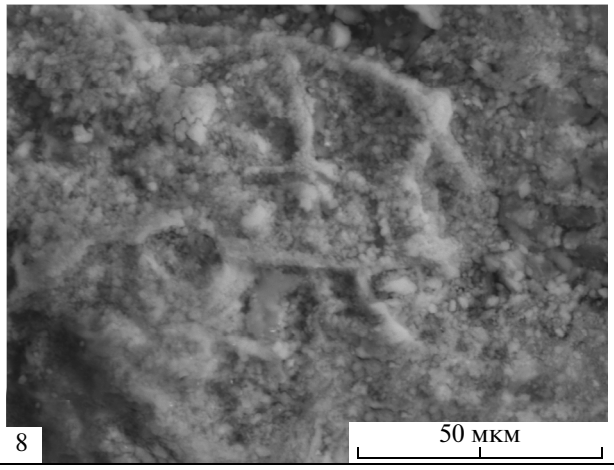

3
100 мкм


4
100 мкм


5
200 мкм


6
200 мкм


7
200 мкм


8
50 мкм