

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ВСЕСОЮЗНОЕ ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

ПЯТИДЕСЯТИЛЕТИЕ
СОВЕТСКОЙ ПАЛЕОНТОЛОГИИ
И ВОПРОСЫ СИСТЕМАТИКИ
ДРЕВНИХ ОРГАНИЗМОВ

*ТРУДЫ XIII И XIV СЕССИЙ ВСЕСОЮЗНОГО
ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА*

ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
Ленинград 1976

в новые виды мы можем проследить непосредственно по разрезам Среднего Приуралья. Пути развития других видов нам пока неясны ввиду частой их миграции и сильной изменчивости. В обоих случаях быстрая смена во времени одних сообществ остракод другими и достаточно явная связь их изменения с местными палеогеографическими условиями позволяют с успехом использовать кунгурских остракод для целей стратиграфии в региональном масштабе. В частности, изучение остракод позволило достаточно четко определить границы кунгурского яруса, выделить в нем условно два подъяруса и наметить ряд фаунистических зон, прослеживаемых во всем Приуралье от бассейна р. Печоры на севере до бассейна р. Урала на юге. Все это указывает на то, что для выделения местных стратиграфических подразделений и корреляций в региональном масштабе лучшие результаты дают те группы организмов, которые в фациальном отношении более всего соответствуют общему фациальному типу изучаемых отложений. Вспышка видообразования у кунгурских остракод Приуралья может служить лишним подтверждением гипотезы о том, что формирование новых видов наиболее интенсивно идет в замкнутых или полужамкнутых бассейнах – во внутренних или окраинных эпиконтинентальных морях, лагунах, заливах, межгорных впадинах и долинах. Такие условия создаются преимущественно в зонах, тяготеющих к подвижным областям в эпохи общих морских регрессий. Одной из таких областей в конце ранней перми и было Приуралье.

В.А. Красилов

О КЛАССИФИКАЦИИ ОРГАНОВ ИСКОПАЕМЫХ РАСТЕНИЙ

Необходимость построения классификационных схем для органов различных морфологических категорий возникла у палеоботаников в связи с особенностями растений в ископаемом состоянии. Если сравнить с этой точки зрения наземные растения и наземные позвоночные, то обнаружатся существенные отличия. У животных захоронение обычно сопровождается гибелью организма, а у растений гораздо чаще захороняются органы, отделяемые при нормальной жизнедеятельности. Можно представить себе следующие варианты перехода растения в ископаемое состояние.

1. Погребение является причиной гибели растения (погребение *in situ*). В этом случае мелкие растений – мохообразные, травянистые папоротники и плауновидные, часто захороняются целиком. От древесных растений сохраняются остатки стволов, ориентированные под прямым углом к плоскости напластования.

2. Захоронение происходит в результате гибели или повреждения растения, но не является причиной того или другого. При этом в захоронение попадают осевые органы, побеги и листья, не отделяющиеся в ходе жизнедеятельности, например листья папоротников, а также половые органы – антеридии мохообразных и др.

3. Захороняются органы, отделяющиеся в процессе жизнедеятельности. Сюда относятся:

а) Органы размножения. Высшие растения рассеивают органы, выполняющие функцию размножения или обеспечивающие фертилизацию. В ходе эволюции функция размножения переходит от гаплоидных клеток (спор) к диплоидным органам (семенам). У некоторых голосеменных (*Ginkgo*) неопыленные семезачатки сразу же сбрасываются и, вероятно, захороняются чаще, чем опыленные и нормально развивающиеся. Мегаспорофит здесь не рассеивается как самостоятельный орган, но при дезинтеграции семезачатка мегаспоровая мембрана нередко захороняется отдельно. Половой процесс у семенных растений обеспечивается гаплоидными органами – пыльцевыми зернами, которые рассеиваются в двух- и трехклеточном состоянии (у покрытосеменных), в четырехклеточном состоянии (у *Ginkgo*) и т.п.

б) Вегетативные органы. Фанерофитам присуще отмирание и опадение вегетативных органов. Листья вечнозеленых хвойных и двудольных опадают постепенно, в течение всего года, а у листопадных сбрасываются одновременно в начале сухого или холодного сезона. Кроме листопадных, имеются растения, сбрасывающие побеги с ограниченным ростом. Некоторые растения аридных областей периодически сбрасывают кору, обладающую способностью к фотосинтезу.

Какой должна быть классификация дисперсных органов? Многие считают, что, во-первых, она неизбежно будет искусственной и, во-вторых, носит временный характер (как начальный этап в разработке „настоящей“ классификации). И то и другое я считаю неверным, но сначала несколько слов о классификации вообще.

Систематику – дисциплину, исследующую разнообразие органического мира, можно рассматривать как составную часть науки о классификации всех материальных объектов – таксономии. Основная задача таксономии – построение иерархической системы классифицируемых объектов путем выявления более или менее скрытых hiatus в континууме, который эти объекты образует. Классификационные единицы должны быть по возможности гомогенными и достаточно четко отграниченными от других единиц того же ранга. Чтобы построить из таких феноетических единиц систему, необходимо избрать тот или другой метод оценки таксономических признаков. Если признаки оцениваются в генетическом плане на основе теории эволюции данных объектов, то это филогенетический метод, и система будет филогенетической. Я не знаю систематику, который, клас-

сифицируя дисперсные органы растений, исходил бы из принципа равноценности признаков. Такие классификации базируются на оценке признаков с помощью филогенетического метода, т.е. являются филогенетическими. Термины „естественная“ и „искусственная“ классификация используются произвольно: одни считают естественную систему синонимом филогенетической, другие, напротив, противопоставляют их друг другу. Очевидно, любая система может быть естественной или искусственной, если понимать естественность как меру гомогенности классификационных единиц. Таксоны по органам растений также могут быть в различной степени естественными. Как известно, закон необратимости эволюции не исключает неоднократного возникновения гомеоморфных структур в различных филогенетических линиях, причем гомеоморфия простых органов более вероятна, чем сложных. Изолированные при захоронении гомеоморфные структуры попадут в одну классификационную единицу. Кроме того, степень уподобления таких структур может быть преувеличена за счет неполной сохранности. Таким образом, гомогенность (естественность) таксонов по органам зависит от количества учитываемых признаков, а последнее определяется сложностью и сохранностью органа.

Хотя автор относится оптимистически к возможности реставрации и реконструкции растения по отдельным органам, он не может согласиться с тем, что такие реконструкции сделают излишней классификацию дисперсных органов.

Сьюорд ввел в палеоботаническую систематику таксоны, которые обычно называют родами, но которые, с нашей точки зрения, не могут быть признаны таковыми. Например, род *Athrotaxites*, по Сьюорду, должен включать хвойные, сходные с современным *Athrotaxis* (Seward, 1919). Если рассматривать этот таксон как род, то нельзя признать его самостоятельным, так как не указаны его отличия от *Athrotaxis* (ископаемое состояние само по себе не является отличием). Это также и не род по органу, ибо не указано, к какой категории органов он относится. Подобные таксоны широко используются и сейчас. Например, род *Metzgeriites* Steere, 1946 включает ископаемых анакроегидных юнгерманиевых, которые нельзя отнести к какому-либо „естественному“ роду. Автор настоящей работы полагал, что к роду *Polypodites* следует относить все ископаемые папоротники из семейства *Polypodiaceae* — как листья, так и изолированные спорангии (Красилов, 1966). Вводится множество новых родовых названий для обозначения ископаемых представителей того или иного современного таксона. Этот классификационный прием можно рассматривать как отголосок доэволюционистских представлений. Здесь системе современных растений придается всеобщее значение. Не учитывается, что она соответствует определенному уровню дифференциации и не всегда применима к древним растениям, имеющим иной уровень дифференциации. Поэто-

му таксоны, установленные „для обозначения ископаемых представителей” должны быть пересмотрены и снабжены морфологическими диагнозами.

Важным моментом в разработке палеоботанической номенклатуры было признание таксонов по дисперсным органам международным кодексом ботанической номенклатуры. Они получили название „орган-род” и „формальный род”. Однако крайне нечеткое определение этих терминов в Парижском кодексе вызвало некоторое недоумение. Кодекс указывает, что род по органам – это род, отличительные особенности которого взяты от отдельных органов одной и той же морфологической категории. Но, во-первых, род по органам – это не род, а особый таксон; во-вторых, отличительные признаки формального рода также берутся от определенных изолированных органов, т.е. он также является родом по органам.

Более поздний Монреальский кодекс определяет „орган-род” как род, который можно отнести к какому-либо семейству. В противоположность этому, формальный род нельзя отнести к какому-либо семейству. Эти определения, на наш взгляд, также неудачны. В отличие от первоначальной трактовки здесь не указано, следует ли включать в рассматриваемые таксоны органы одной морфологической категории или разных категорий. Каков вообще смысл выделения двух типов родов по органам? Очевидно, он состоит в том, чтобы отразить разную степень гомогенности этих единиц. Орган-роды – относительно гомогенные единицы, приближающиеся в этом смысле к родам живых растений. Формальные роды – менее гомогенные (сборные, формальные) единицы. Если же принять определения Монреальского кодекса, то окажется, что разграничение таксонов по органам зависит не от их содержания, а от объема семейств. Например, явно сборный род *Ginkgoites*, включающий листья, которые могут принадлежать и *Ginkgo*, и совершенно отличному от нее растению с мегастробилами *Karkenia*, попадает в категорию орган-родов, так как семейство установлено (*Ginkgoaceae*), хотя ясно, что это семейство нуждается в разукрупнении. Если же мы возьмем группу с более узким объемом семейств, например папоротники, то здесь для вполне гомогенных ископаемых родов, например *Jacutopteris Vassilevskaja*, не находится места в существующей системе семейств и они попадают в разряд формальных. Таким образом, существующее определение родов по органам следует изменить. Мне кажется целесообразным также считать формальный род единицей более высокого ранга, чем орган-род. Например, формальный род *Taeniopteris Brongniart* включает орган-роды *Nilssoniopteris Nathorst*, *Doratophyllum Harris*, *Bjuvia*, *Florin* и некоторые другие. Формальный род *Phoenicopsis Heer* включает орган-роды *Stephenophyllum Florin*, *Culgoweria Florin*, *Windwardia Florin* и др.

Перечислим категории дисперсных органов, для которых уже предложена классификация. Они распадаются на две группы: органы гаметофита и органы спорофита. В советской палинологической литературе неоднократно высказывалось мнение, что споры и пыльца как генеративные клетки обладают большим постоянством признаков, чем органы спорофита, и поэтому представляют большую ценность для систематики (Болховитина, Заклинская, Кара-Мурза и др., 1962). Это мнение целиком неверно, так как, во-первых, систематика высших растений строится на признаках спорофита и, во-вторых, споры обладают большой изменчивостью; даже такой важный признак, как симметрия тела споры, настолько изменчив, что у некоторых видов (например, *Schizaea*) наряду с билатеральными, встречаются и тетраэдрические споры (W.F. Harris, 1955). Вероятно, переход от одного типа симметрии к другому связан с мутацией одного гена. Вообще, чем проще строение органа, тем больший фенотипический эффект дает единичная генная мутация, а стало быть, тем больше изменчивость.

А. Органы гаметофита

1. Слоевища печеночников. В классификации слоевищ печеночников, пожалуй, наиболее широкое распространение получили „сюордовские роды“, включающие ископаемых представителей целого семейства (*Marchantiolites*, *Ricciopsis*, *Metzgeriites* и др.).

2. Стебли с листьями и отдельные листья акрогинных юнгерманиевых и листостебельных мхов. Такого рода остатки до последнего времени были известны лишь из третичных отложений. Их относили к современным родам или, если это было невозможно, включали в такие охватывающие целый класс или значительную его часть „роды“, как *Muscites Brongn.* или *Hypnites Ettings.*

По другому пути пошла М.Ф. Нейбург при разработке классификации палеозойских мхов (Нейбург, 1960). Установленные ею роды представляют собой более или менее естественные группы с относительно узким объемом и четкой характеристикой. Хотя их принадлежность к какому-либо семейству пока установить невозможно, они гораздо менее „формальны“, чем, скажем, *Metzgeriites Steere*. Недавно остатки листостебельных мхов обнаружены нами также в мезозойских отложениях.

3. Гаметангии и обертски мохообразных. Из меловых отложений известен род *Chrysotheca Miner* по перияниям юнгерманиевых (Miner, 1935; Schoemel, 1950; Vangerow, 1954). По мнению Стира, это скоея семья (Steere, 1946). Нами обнаружены многочисленные антеридии печеночников в юрских отложениях р. Бурей; их классификация разрабатывается. Вероятно, эти образования не так редки в ископаемом состоянии, как принято думать.

4. Споры и пыльца. Форма сохранности оболочек спор, как правило, однотипна, периспорий обычно не сохраняется у ископаемых спор, но в тех случаях, когда он сохраняется, мы имеем особую форму сохранности, требующую, вероятно, самостоятельной классификации. Особую форму сохранности дают также споры, у которых секзина легко отделяется от некзины, например споры *Lygodium* (Россок, 1964).

На примере классификации дисперсных спор легко проследить эволюцию от таких „объемистых”, целиком искусственных родов, как *Leiotriletes*, *Lophotriletes* и других, к значительно более узкого объема и несомненно более естественным, т.е. менее сборным, орган-родам. Все менее популярным у палинологов становится применение к дисперсным спорам и пыльце названий родов, установленных по органам другой морфологической категории.

Б. Органы спорифита

1. Спорогоны мохообразных и их части. Ископаемые спорогоны иногда рекомендуют включать в род *Sporogonites* Halle, рассматриваемый как сборный. Но тип этого рода, — скорее всего, спорангий псилофита. Известны находки изолированных коробочек, колпачков (последние встречены нами в верхней юге р. Буреи) и полностью сохранившихся спорогонов со стопой и ножкой, каждый из которых представляет собой самостоятельный орган-род, хотя выяснить их систематическое положение в ряде случаев невозможно ввиду совмещения признаков различных семейств или даже порядков (например, признаки антоцеротовых и маршанциевых у *Shuklanites* Singhai).

2. Стебли и корни: а) стебли и корни, сохранившиеся в виде настоящих окаменелостей, изучаемых анатомически. Следует различать две формы сохранности окаменелых стволов — стволы с хорошо сохранившейся сердцевинной и первичной ксилемой и стволы, у которых сохранилась только вторичная древесина. Первая форма сохранности представляет больше возможностей для классификации, так как строение вторичной ксилемы у многих палеозойских голосеменных весьма сходно (типа *Dadoxylon*), тогда как в строении сердцевинной и первичных структур обнаруживаются существенные отличия; часто встречаются изолированные элементы древесины (трахеиды), но предложений по их классификации пока не имеется; б) отпечатки коры плауновидных. По этим остаткам установлены самые старые орган-роды — *Lepidodendron*, *Sigillaria* и др. Впоследствии они стали использоваться так же, как названия реконструированного растения в целом; в) отпечатки частично или полностью декортицированных стволов. Классифицируются главным образом остатки лепидофитов, имеющие такую форму сохранности (*Bergia*, *Knorria*, *Aspidiaria* и другие формальные роды);

г) слепки внутренней полости стволов. Для членистостебельных по этим остаткам выделены более или менее естественные орган-роды с узким объемом (*Mesocalamites* и др.). Соответствующие остатки других растений классифицируются целиком искусственно (*Artisia*).

3. Листья. Искусственная классификация отпечатков листьев по морфологическим признакам ведет начало от работ Броньяра и интенсивно разрабатывается в наши дни. В основу классификации листьев папоротников и птеридоспермов были положены такие признаки, как тип ветвления стержней, характер расчленения, форма перышек и жилкование, цикадофитов – способ прикрепления листовой пластинки к рахису, хвойных – форма листьев и их расположение на побеге. Натгорст положил начало классификации листьев по строению эпидермиса (Nathorst, 1907–1909). Первоначально на основании эпидермальных признаков стремились только отделить цикадовых от беннеттитов, в результате чего почти все формальные роды по отпечаткам листьев цикадофитов оказались подразделенными на два рода (*Cycadites* Sternberg: *Pseudocycas* Nathorst и *Paracycas* Harris). Более дробная классификация по эпидермальным признакам пока разработана лишь для хвойных (Florin, 1958) и в меньшей степени для кордаитовых и гинкговых.

4. Дисперсные кутикулы. Мейен (1965) недавно предложил первую классификацию дисперсных кутикул, носящую пока чисто формальный характер.

5. Спорангии и сорусы. При применении соответствующей методики изолированные спорангии превращаются в весьма широко распространенные ископаемые. Первый род по спорангиям – *Schizaeopteris* Stopes et Fujii, 1910. Затем Майнер установил род *Thecopteris*, также более или менее естественный в том смысле, что включает относительно узкую группу спорангиев с определенным положением и строением спорангиального кольца и многочисленными трилетними спорами, хотя его систематическое положение неясно (Miner, 1935). Классифицированы также некоторые палеозойские спорангии (Pant and Nautiyal, 1960). Спорангии, описанные нами из мела Приморья, как *Polypodites* sp. (Красилов, 1966), должны быть выделены в самостоятельный орган-род. В верхней юре р. Буреи мы обнаружили изолированные сорусы с бокаловидным и двустворчатым индузием. Их классификация, вероятно, потребует разработки специальной номенклатуры.

6. Стробилы. Строение женских стробилов имеет первостепенное значение для систематики, поэтому орган-роды часто соответствуют естественным родам (*Caytonia*, *Leptostrobus*, *Williamsonia* и др.). Вместе с тем существует и чисто искусственная классификация, применяемая главным образом к стробилам мезозойских хвойных (Туртанова-Кетова, 1950).

7. Семена и плоды. По форме сохранности делятся на следующие группы: а) отпечатки и бесструктурные слепки. Их классифицируют по размерам (*Carpolithes*, *Microcarpolithes*), типу симметрии, форме, наличию окрыления и скульптуре. Пожалуй, только для некоторых плодов, имеющих такую форму сохранности, удалось выделить по скульптуре эндокарпа орган-роды, близкие к естественным (*Icacinicarya* Reid et Chandler, 1933); б) окаменелости палеозойских семян, первоначально классифицированные Броньяром по типу симметрии, после изучения внутреннего строения были разбиты на группы, характеризующиеся степенью слияния нуцеллуса и интегумента, васкуляризацией нуцеллуса (имеется или нет), толщиной интегумента и строением его аликальной части (образует отчетливое микропиле или разделен на лопасти). В основу более дробной классификации положены такие признаки, как характер прохождения проводящих пучков, длина салыинкса (у лагеностомовых) и др. Роды по анатомически изученным семенам, вероятно, представляют собой естественные, а не сборные группы; в) фитолеммы семян. Первая классификация семян по строению их кутикулы была предложена Гаррисом (Harris, 1935). В ее основу положены следующие признаки: степень кутинизации интегумента, нуцеллуса и мегаспоровой мембраны, длина микропиларного канала. Такие роды, как *Allicospermum* Harris, имеют очень широкий объем и несомненно являются сборными. Семена из палеозоя, кутикулы которых изучены (Pant and Nautiyal, 1960), относятся к типу *Amphorispermum*, но подразделены на более дробные орган-роды по наличию или отсутствию воронкообразного расширения в микропиларной части и другим признакам. Наконец, особую форму сохранности представляют изолированные мембраны семян, например кутикулы нуцеллуса или мегаспоровые мембраны, которые обычно включают в сборный род *Spermatites* Miner.

Краткий обзор классификаций по органам показывает, что здесь предстоит еще очень много работы. При последовательном применении данного принципа для каждой категории органов должна быть разработана своя номенклатура. Однако было бы, вероятно, излишним педантизмом относить к особому орган-роду, скажем, листья *Ulmus* из четвертичных травертинов, идентичные листьям *Ulmus*, произрастающего в том же районе в наши дни. Иначе говоря, нельзя наложить запрет на использование в палеоботанике названий современных родов или перенесение названий родов по сложным органам на их части. Но если органы не подчинены друг другу, такое перенесение названий недопустимо. Например, название орган-рода по микростробилам *Caytonanthus* может быть применено к дисперсной пыльце, хотя едва ли это можно рекомендовать, но название *Caytonia* (мегастробилы) к пыльце неприменимо. Между тем палинологи нередко описывают пыльцевые зерна под этим названием,

причем такая „*Saytonia*“ указывается из отложений самого различного возраста, начиная от пермских и кончая миоценовыми. Еще большее удивление вызывает часто фигурирующее в пыльцевых комплексах название *Podozamites*. Это настоящий палеоботанический курьез, так как *Podozamites* – род по листьям, а микростробилы растения с такими листьями достоверно не установлены.

Не трудно заметить, что основное внимание систематика, изучающего дисперсные органы, привлекает род, а не вид. В качестве видов палеоботаники описывают более или менее отчетливо фенетически различимые в пределах рода по органам группы экземпляров. Такие группы не только не соответствуют биологическому, т.е. популяционному, биосоциологическому виду (полного совпадения, собственно говоря, нет и между любыми таксономическими и биологическими видами, как нет его между классификационной системой и схемой филогении), но из-за ограниченности материала не могут стать и хорошими фенетическими классификационными единицами. Часто одно и то же отличие расценивается как несущественное, если сравниваемые экземпляры происходят из близких географически и стратиграфически местонахождений, и как существенное, если местонахождения значительно удалены друг от друга. По этому вопросу между палеонтологами нет согласия. Решение этого и многих других спорных вопросов систематики ископаемых организмов связано с разработкой общетеоретических проблем таксономии.

Л и т е р а т у р а

- Б о л х о в и т и н о в а Н.А., З а к л и н с к а я Е.Д.,
К а р а – М у р з а Э.Н., Л ю б е р А.А., М а р -
к о в а Л.Г., Н а у м о в а С.Н., П о к р о в с к а я
И.М., С а м о й л о в и ч С.Р. О подготовке межведом-
ственного совещания по таксономии и номенклатуре иско-
паемых спор и пыльцы. – Палеонт. журн., 1962, № 3.
- К р а с и л о в В.А. О спорах и спорношениях некоторых мезо-
зойских папоротников. – В кн.: Значение палинологического
анализа для стратиграфии и палеофлористики. М., 1966.
- М е й е н С.В. О классификации дисперсных кутикул. – Палеонт.
журн., 1965, № 4.
- Н е й б у р г М.Ф. Листостебельные мхи из пермских отложений
Ангарида. – Тр. Геол. инст. АН СССР, вып. 19, М., 1960.
- Т у р у т а н о в а – К е т о в а А.И. Некоторые юрские семе-
на и цветки голосеменных из Средней Азии и Южного Ка-
захстана. – В кн.: Вопросы палеонтологии, т. 1, Л., 1950.
- B r o n g n i a r t A. Histoire des végétaux fossiles
ou recherches botaniques et géologiques sur
les végétaux renfermés dans les diverses cou-
ches du globe. Paris, 1828, vol. 1.

- Florin R. Jurassic Taxads and Conifers from North-Western, Europe and Eastern Greenland. - Acta Horti Bergiani, 1958, vol. 17, No 10.
- Harris T.M. The fossil flora of Scoresby Sound, East Greenland, pt. 4. - Medd. Gønland, 1935, Bd. 112, No 1.
- Harris W.F. A manual of the Spores of New Zealand Pteridophyta. - New Zeal. Departm. Sci. Industr. research, 1955, Bull. 116.
- Lundblad B. Contributions to the geological history of the Hepaticae. Fossil Marchantiales from the Rhaetic-Liassic coalmines of Skromberga (prov. of Scania), Sweden. - Svensk. bot. tidskr., 1954, Bd. 48, H. 2.
- Miner E.L. Paleobotanical examination of Cretaceous and Tertiary coals. - Amer. Midl. Natur., 1935, vol. 16.
- Nathorst A.G. Paleobotanische Mitteilungen. 1-8. - Kgl. svenska vetenskapsakad. handl., 1907-1909, Bd. 42, H. 5, S. 1-16; Bd. 43, H. 8, S. 1-20; Bd. 43, H. 3, S. 1-12; Bd. 43, H. 6, S. 1-32, Bd. 45, H. 4, S. 1-37.
- Pant D.D., Nautiyal D.D. Some seeds and sporangia of Glossopteris flora from Raniganj coalfield, India. - Palaeontographica, 1960, ser. B, vol. 107.
- Pocock S.A.J. Pollen et spores of the Chlamidospermidae and Schizaeaceae from Upper Mannville strata of the Saskatoon area of Saskatchewan. - Grana palynol., 1964, vol. 5.
- Schoemel M.P. Cretaceous plant microfossils from Iowa. - Amer. J. Botan., 1950, vol. 37, No 9.
- Seward A.C. Fossil plante, vol. 4, Cambridge, 1919.
- Steere W.C. Cenozoic and mesozoic bryophytes of North America. - Amer. Midl. Natur., 1946, vol. 36.
- Sternberg K. Versuch einer geognostischen botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt, Bd. 1, Leipzig und Prague, 1820.
- Vangerow E.E. Megasporen und andere pflanzliche Mikrofossilien aus der Aachener Kreise. - Palaeontographica, Abt. B, Bd. 96, Lief. 1-2. Stuttgart, 1954.