АКАДЕМИЯ НАУК КАЗАХСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ ЗООЛОГИИ
1971 *Материалы по истории фауны и флоры Казахстана* Том V

ПАЛЕОБОТАНИКА

УДК 561

Э. Р. ОРЛОВСКАЯ

ПРЕДСТАВИТЕЛИ BRACHYPHYLLUM И PAGIOPHYLLUM В ПОЗДНЕЙ ЮРЕ ХРЕБТА КАРАТАУ

В течение трех полевых сезонов (1963—1965 гг.) автором собраны большие коллекции флоры в юрских отложениях хребта Каратау в Южном Казахстане.

В позднеюрских осадках карабастауской свиты — толщи переслаивающихся конгломератов, песчаников, аргиллитов, известняков и тонколистоватых доломитов, известной ранее под названием рыбных сланцев, — собраны отпечатки растений, бóльшая часть которых принадлежит хвойным—представителям родов *Brachyphyllum* и *Pagiophyllum*. В породе сохранились не только отдельные побеги, но и целые облиственные ветки с углистым веществом (кутикулой) на их поверхности. Изучение эпидермально-кутикулярного строения хвойных, довольно однообразных в морфологическом отношении, позволило выделить новые для науки виды с характерными эпидермальными признаками.

Первые сведения о представителях рода *Brachyphyllum* в рыбных сланцах Каратау содержатся в работе М. И. Брик (1925). Она описала несколько видов *Brachyphyllum: B. expansum* (Sternb.) Sew. с разновидностями *B. typicum* Brick, *B. expansum* (Sternb.) Sew. var *falcatum* Brick, *B. expansum* (Sternb.) Sew. var. *gracile* Brick и *B. romanovskii* Brick, последний вид описан по шишке. У *B. expansum* (Sternb.) Sew. ею изучено эпидермальное строение листьев и хотя оно оказалось одинаковым у всех разновидностей, М.И. Брик выделила их на основании морфологических различий. Ею же описана и отнесена к *B. expansum* шишка, хотя она найдена отдельно от побегов.

В сводной работе Р. Ф. Геккера (1948) приводится список растений, определявшихся А. И. Турутановой-Кетовой из верхнеюрских отложений хребта Каратау. Среди *Brachyphyllum* ею выделен *Brachyphyllum mamillare* (Brongn.), *B. expansum* (Sternb.), *B. expansum* (Sternb.) var. *gracilis* Brick, *B. expansum* (Sternb.) var. *falcata* Brick, *B. romanovskii* Brick, *B. rhombicum* Feistm., а среди *Pagiophyllum* — *Pagiophyllum peregrinum* (Lindl. et Hutt.), *P. falcatum* Barthol., *Pagiophyllum* sp. cf. *burmense* Sahni, *Pagiophyllum* nov. sp.

В коллекции, собранной нами*, определены два вида *Brachyphyllum: B. expansum* (Sternb.) Sew., *B. mamillareforme* Orlovskaja sp. nov.

---

* Коллекция растений из Каратау хранится в лаборатории палеобиологии Института зоологии АН КазССР: под № 234 Михайловское местонахождение, № 246— Карабастауское, № 271 — Чугурчакское.

и три вида *Pagiophyllum: P. peregrinum* (Lindl. et Hutt.) Schenk f. *kazachstanica* Orlovskaja f. n., *P. papillatum* Orlovskaja sp. n., *P. ketovae* Orlovskaja sp. n. Из них три новых вида и одна новая форма.

Морфологические признаки видов могут сильно варьировать, поэтому за основные таксономические признаки мы приняли эпидермальное строение листьев.

Название *Brachyphyllum* было впервые применено А. Броньяром (Brongniart, 1828) для стерильных облиственных побегов хвойных юрского возраста, которые характеризовались перистым ветвлением, спиральным расположением листьев с толстыми пластинками треугольной, конической или гексагональной формы. Еще ранее побеги подобного рода описал С. Штернберг (Sternberg, 1823), неправильно использовав для них название *Thuites*, рода якобы близкого *Thuja* (но у *Thuja* листья всегда противопоставлены). Пересмотр коллекции С. Штернберга показал, то отпечатки, описанные им как *Thuites*, имеют спиральное расположение листьев, т. е. это *Brachyphyllum*. Побеги *Brachyphyllum* описывались разными авторами (Lindley and Hutton, Saporta, Schimper, Feistmantel и др.) под различными родовыми названиями: *Araucarites, Thuites, Echinostrobus, Pachyphyllum* и др. Позднее они все вошли в синонимику рода *Brachyphyllum*.

В ранних палеоботанических работах описания *Brachyphyllym* основаны только на морфологии побегов и листьев. Одной из первых публикаций, освещающей эпидермальное строение *Brachyphyllum*, явилась работа А. Шенка (Schenk, 1867), в которой приведены рисунки эпидермиса *B. münsteri* Schenk и *B. affineae* Schenk.

Первые сведения об анатомическом строении стеблей *Brachyphyllum* сообщают А. Голлик и Е. Джеффри (Hollick and Jeffrey, 1906)*. В 1913 г. А. Сьюорд и Н. Банкрофт (Seward and Bancroft, 1913) описали несколько срезов с побегов *Brachyphyllum eathiense* из Шотландии (Eathie). Изучив эпидермальное строение листьев этого вида, они сделали вывод о близком родстве *Brachyphyllum* с современными и ископаемыми араукариевыми. Эпидермальное строение листьев индийских представителей *Brachyphyllum* изучалось Р. Холден (Holden, 1915), Б. Сани (Sahni, 1928). Б. Сани описал 4 вида *Brachyphyllum: B. mamillare* Brongn., *B. rhombicum* (Feistm.), *B. feistmantelii* (Halle), *B. expansum* (Sternb.). У одного из отпечатков *B. expansum* (Sternb.) он исследовал эпидермальное строение, которое оказалось отличным от европейских форм, и описал его как *B. expansum* var. *indica*.

Большой вклад в изучение *Brachyphyllum* и их эпидермального строения внесла М. Кендалл (Kendall, 1947, 1949 a, b, c, 1952).

В 1947 г. из юрских отложений Англии она описала пять видов *Brachyphyllum: B. mamillare* Brongn., *B. scalbiensis* Kendall, *B. crucis* Kendall, *B. stemonium* Kendall, *B. desnoyersii* (Brongn.) Saporta. Эпидермальное строение листьев и шишек у *B. mamillare* (Brongn.) (1949a) позволили Кендалл сделать вывод о близости *Brachyphyllum* к сем. араукариевых. Позднее (1949b) она описала новый вид *B. scotti* (побеги, женскую шишечную чешую, ось мужской шишки, пыльцевые зерна, эпидермис со всех частей, кроме пыльцы) и *B. expansum* (Sternb.) Sew. (1949c), включив в последний *B. stemonium* Kendall, описанный ранее (1947).

У *B. expansum* ею были описаны шишки, которые отличались от шишек каких-либо современных или ископаемых родов хвойных. Наиболее близкими к нему по строению репродуктивных органов М. Кен-

* Упоминаются только работы, в которых авторы в какой-то мере касаются анатомического строения листьев и стеблей *Brachyphyllum*.

далл считает *Taxodiaceae*, например, *Sequoia*, и отрицает близость этого вида *Araucariaceae*. Совершенно разное строение двух видов *Brachyphyllum (B. mamillare* и *B. expansum*) свидетельствует о формальном характере этого рода.

В 1953 г. М. Боз (Bose) из юрских отложений описал новый вид *B. spiroxylum* (листья, их эпидермис, анатомическое строение побегов). Анатомическое строение стебля этого вида сходно с *Taxinae*, эпидермальное строение листьев очень близко европейским и индийским видам *Brachyphyllum*.

В 1956 г. в крупной работе о лейасовой флоре Италии А. Уисли (Wesley) описал пять новых видов *Brachyphyllum*, для которых известно эпидермальное строение: *B. graciliforme, B. tropidimorphum, B. kendallianum, B. appropinquatum, B. praetermissum*. Пользуясь диагнозом, составленным для *Brachyphyllum* М. Кендалл, А. Уисли дополнил его. Он также признает формальный характер этого рода.

В 1958 г. С. Архангельский (Archangelsky) опубликовал описания четырех новых видов *Brachyphyllum: B. brettii, B. mucronatum, B. irregulare* и *B. mirandai* из верхнеюрских или нижнемеловых отложений Аргентины (провинция Санта Круз), существенно отличающихся от евразиатских. У *B. mirandai* описаны побеги и сходная с шишками *Araucariaceae* маленькая мужская шишка, найденная в одном слое с побегами, но не в органической связи с ними.

В 1968 г. Д. Лорх (Lorch) описал три новых вида *Brachyphyllum: B. negevensis, B. pulcher* и *B. porrigente* из средней юры Израиля. Для всех растений изучена кутикула.

Наиболее близок *Brachyphyllum* к роду *Pagiophyllum*. Они различаются только формой листа. У *Brachyphyllum* свободная часть листа короткая, не превосходит ширину листовой подушки и прижата, а у *Pagiophyllum* она много длиннее ширины подушек листовых оснований и отогнута. Очень часто встречаются переходные формы, и тогда эти два рода различить очень трудно.

Название *Pagiophyllum* впервые было предложено О. Геером (Heer, 1881) вместо *Pachyphyllum*, уже принятого ранее для современного рода сем. *Orchidaceae* и ошибочно использованного А. Помелем (Pomel, 1849) для названия одной из 4 секций рода ископаемых хвойных. Как и в случае с *Brachyphyllum, Pagiophyllum* вначале описывался только на основе морфологии побегов и листьев. Гораздо позднее стали появляться сведения об эпидермальном строении листьев некоторых представителей: *Pagiophyllum peregrinum* (Lindl. et Hutt.) Schenk в работах Р. Зейе (Zeiller, 1906), Б. Сани (Sahni, 1928).

М. Кендалл (Kendall, 1948) много сделала также по изучению эпидермального строения листьев *Pagiophyllum*. Пересмотрев большинство видов *Pagiophyllum* британской юры, она дала исправленный диагноз рода и описала шесть его видов: *P. insigne* Kendall, *P. peregrinum* (Lindl. et Hutt.) Schenk, *P. connivens* Kendall., *P. maculosum* Kendall, *P. sewardi* Kendall, *P. ordinatum* Kendall.

В другой ее работе (Kendall, 1952) содержатся дополнительные сведения о *P. maculosum* Kendall и *P. connivens* Kendall. С последним видом она связывает женскую шишечную чешую, названную *Araucarites estonensis* Kendall, и мужскую шишку, найденную в том же слое. По ее мнению, это может служить доказательством, что род *Pagiophyllum* является членом сем. *Araucariaceae*.

Новые виды *Pagiophyllum* из средней юры Англии описали А. Адамс (Adams, 1951) — *P. gracillimum* и Т. Гаррис (Harris, 1952) — *P. rigidum*. Т. Гаррис подчеркивал, что относит отпечатки к *Pagiophyl-*

lum условно, так как строение их эпидермиса отличается от эпидермиса типичного *Pagiophyllum*, но тем не менее из всех хвойных они ближе *Pagiophyllum*.

В 1956 г. А. Уисли (Wesley) в большой работе о лейасовой флоре Италии опубликовал описание семи видов *Pagiophyllum*, из них шесть новых: *P. vicetinum* Wesley, *P. rotzoanum* (Massalongo) Wesley, *P. veronense* Wesley, *P. valdassense* Wesley, *P. magnipapillare* Wesley, *P. robustum* Wesley, *Pagiophyllum revoltinum* Wesley. А. Уисли впервые дал описание эпидермиса *P. rotzoanum* (Massalongo) Wesley, ранее известного только по отпечаткам.

В 1958 г. в большой работе о юрских *Taxads* и *Conifers* из Северо-Западной Европы и Восточной Гренландии Флорин (Florin, 1950) систематизирует все материалы о хвойных, в том числе о *Brachyphyllum* и *Pagiophyllum*, считая их тоже формальными родами, по всей вероятности, членами сем. *Araucariaceae*.

В 1966 г. М. Долуденко описала два новых вида *Pagiophyllum: P. microphyllum* и *P. astrachanense* из юры юга СССР. Эта первая в СССР публикация о представителях рода *Pagiophyllum* с изученным эпидермальным строением.

В 1968 г. П. Барнард описал из средней юры Северного Ирана мужские шишки *Masculostrobus rishra* Barnard, сидящие на побегах *Brachyphyllum expansum* (Sternb.). Из этих шишек им выделена пыльца *Classopollis*. Сравнивая пыльцу, выделенную из шишек *Masculostrobus rishra*, *Cheirolepidium muensteri*, *Brachyphyllum scottii* и *Pagiophyllum connivens*, П. Барнард приходит к заключению, что она имеет одинаковое строение и в свою очередь тождественна дисперсной пыльце, описываемой под родовым названием *Classopollis*. На основе этого он объединяет в вымершее семейство *Cheirolepidiaceae* хвойные, остатки которых описываются под родовыми названиями *Cheirolepidium*, *Masculostrobus*, *Brachyphyllum*, *Pagiophyllum* и *Classopollis*, а Архангельский (1968) относит сюда еще и род *Tomaxellia*.

В. А. Вахрамеев (1970) считает представителей семейства *Cheirolepidiaceae* господствующей группой голосеменных Евразиатского материка в юрское и меловое время. Это, как он пишет, вероятно, были низкорослые деревья и кустарники, не требовательные к почве и хорошо переносившие засушливые условия. Именно такими и были представители *Brachyphyllum* и *Pagiophyllum*, описанные из Каратау.

Однако нам кажется, что выделение двух родов на основании только одного морфологического признака, кстати, очень варьирующего, искусственно. Просмотр гербария современных хвойных сем. *Araucariaceae*, *Taxodiaceae*, *Cupressaceae*, *Cephalotaxaceae*, *Podocarpaceae* показал, что их вегетативные части могут сильно варьировать. На одном и том же растении, например, у *Callitris*, хвоинки могут быть и прижаты (у молодых побегов) и отогнуты (у старых). Как показали наши исследования и просмотр палеоботанической литературы, между представителями родов *Brachyphyllum* и *Pagiophyllum* существуют промежуточные формы, что может свидетельствовать об искусственном их разделении. Объединить же эти два рода, имея в своем распоряжении материал только из поздней юры хребта Каратау, мы не вправе, оставив окончательное решение этого вопроса до новых исследований.

Семейство CHEIROLEPIDIACEAE
Brachyphyllum expansum (Sternb.) Sew.

Табл. I, *1*, *3*; табл. II, *1*, *4*; табл. III, *3—8*

1925. *Brachyphyllum expansum* (Sternb.) Sew. typicum Brick, Брик, стр. 199, табл. I, *3*.

1948. *Brachyphyllum stemonium* Kendall, Kendall, p. 244, f. 7, 8.
1952. *Brachyphyllum expansum* (Sternb.) Sew., Kendall, p. 308, f. A, D.

Материал. Коллекция № 243, штуфы 6, 74, 113, 133, 178, 264, 268, 278, 283, 319 (?) 428, 432, 455, 476; коллекция № 246, штуф 8.

Описание. Отпечатки крупных побегов хвойного сохранились на светло-серых и светло-охристых сланцах. Побеги нерегулярно разветвленные (№ 264), прямые (№ 105) и слегка изогнутые (№ 133, 268), шириной до 10—12 *мм*. На штуфе 113 сохранилась целая веточка хвойного с тесно прижатыми друг к другу боковыми побегами, расположенными к главному стержню под углом 30—35°. Побеги прямые, короткие, длиной 10, шириной 3—4 *мм* у основания. Листья располагаются спирально, слегка перекрывая свою собственную листовую подушку. Они толстые, крупные, овально-эллиптические и треугольно-ромбовидные, с небольшим килем в верхней части листа, со слегка приостренной верхушкой и ровным краем. Длина листьев 2,5—6, ширина — 2,5 *мм*.

Кутикула толстая. Устьица многочисленные на обеих сторонах, располагаются рядами, не всегда правильными: устьица могут быть вне рядов. Эпидермальные клетки тоже располагаются рядами. Они изодиаметрические, полигональные, порой квадратные, с закругленными углами и толстыми (до 5,7 μ), прямыми, иногда слегка четковидными (№ 113), сильно кутинизированными стенками. На внутренней поверхности стенок многих клеток заметны кутикулярные утолщения, тогда толщина стенок увеличивается до 11 μ. Величина эпидермальных клеток 28,5—39,9×28,5 μ; 45,6×17,1—28,5μ. Киль на эпидерме прослеживается полосой сплошь кутинизированных прямоугольных клеток. Около киля устьица отсутствуют. По морфологическому типу устьица вентропаллоцитные, погруженные, округлые и овальные, ориентированы беспорядочно, с одним кругом околоустьичных клеток. Величина устьиц 85,5×57 и 85,5×85,5 μ. Иногда они очень сближены в устьичных рядах и даже имеют общую побочную клетку (№ 133). Побочных клеток 5—6, их внутренние и наружные стенки утолщены и кутинизированы, окаймляя устьице двойным валиком. Каждая побочная клетка несет довольно крупную папиллу (до 11 μ), иногда они полностью закрывают устьичное отверстие. В устьицах папиллы не всегда сохраняются. Хорошо заметны кутинизированные стенки гиподермальных клеток, вытянутых или полигональных.

Сравнение. По морфологическим признакам и строению кутикулы описанные хвойные могут быть сопоставимы с *Brachyphyllum expansum* (Sternb.) Sew. (Брик, 1925, Kendall, 1947, 1952).

Величина побегов, форма и размеры листьев, распространение устьиц в не совсем правильных устьичных рядах, форма и размеры эпидермальных клеток, сильная кутинизация стенок, папиллы на побочных клетках устьиц, присутствие гиподермальных клеток — все признаки одинаковы и характерны для этих хвойных.

Существуют и небольшие отличия: край свободной части листа казахстанского хвойного ровный (правда, и Kendall, 1947 отмечает ровный край у некоторых листьев этого хвойного), некоторые соседние устьица эпидермиса сближены и даже имеют общую побочную клетку (№ 133).

Крупными размерами побегов, листьев и близким строением эпидермы описанные отпечатки сближаются с итальянским *B. appropinquatum* Wesley. Отличие заключается в расположении листьев чуть

выше листовой подушки, в более кутинизированных стенках эпидермальных клеток и более правильных устьичных рядах.

От итальянского *B. praetermissium* Wesley, который близок описанному хвойному и морфологически (форма и размеры листьев, способ их прикрепления) и строением эпидермиса (форма и размеры клеток, сильная папиллозность побочных клеток устьиц), *Brachyphyllum expansum* отличается наличием устьиц на обеих сторонах, бо́льшими размерами эпидермальных клеток, кутинизацией стенок гиподермальных клеток.

От близкого *B. kendallianum* казахстанское хвойное отличается одинаковым количеством устьиц на обеих сторонах, не совсем правильными устьичными рядами, папиллами на побочных клетках устьиц. У *B. kendallianum* устьица всегда в правильных рядах, папиллы на побочных клетках устьиц отсутствуют, в центре листа проходит полоса без устьиц.

Геологическое и географическое распространение.

Достоверные остатки *B. expansum* (Sternb.) Sew. известны в среднеюрских отложениях Англии и в верхнеюрских — в СССР (хребет Каратау).

Brachyphyllum mamillareforme Orlovskaja sp. n.

Табл. III, *1—2*; табл. IV, *1—7*

Голотип. Отпечаток побега, 243/34, Институт зоологии АН КазССР; Южный Казахстан, хребет Каратау; поздняя юра.

Материал. Коллекция № 213, штуфы 13, 24, 34, 48, 93, 114, 173, 225; коллекция № 246, штуф 114.

Диагноз. Побеги разветвленные, прямые, 3—5 *мм* ширины. Листья прикреплены спирально, прижаты к стеблю и почти не перекрывают своей листовой подушки. Листья толстые, иногда выпуклые, тупокилеватые, в очертаниях широко-ромбоидальные, с закругленными, иногда приостренными верхушками. Длина листьев 2—4, ширина — 2—3,5 *мм*. Эпидермис толстый. Устьица равномерно распределены на обеих сторонах, располагаясь продольными рядами. Эпидермальные клетки тоже в продольных рядах, изодиаметрические или слегка продолговатые, с прямыми стенками, величиной 45,6×22,8—28,5 μ — в межустьичных рядах, 28,5—39,9×68 μ — в устьичных. Устьица погруженные, округлые, замыкающие клетки не видны, побочных клеток 4—6.

Описание. Этот вид представлен несколькими отпечатками прямых побегов с хорошо сохранившимся углистым веществом на поверхности. Побеги одиночные (№ 48) и разветвленные (№ 13, 34), у последнего сохранилась целая мутовка из трех коротких побегов. На штуфе № 13 побег дихотомически разветвляется на прямые, параллельные друг другу ветви. Диаметр побегов 3—5 *мм*. Листья расположены спирально, плотно прижаты к стеблю, на нижней поверхности выпуклые, с тупым килем, в очертаниях ромбоидальные, с закругленными, иногда приостренными верхушками. Края листьев ровные, расходятся от верхушки листа под тупым углом. Нижняя поверхность листьев выпуклая, с тупым килем. Свободная часть листа направлена прямо вверх. Длина листьев — 2—4, ширина — 2—3,5 *мм*.

Кутикула толстая. Устьица на обеих сторонах образуют не всегда правильные ряды. Эпидермальные клетки располагаются продольными рядами, они изодиаметрические или слегка продолговатые.

Стенки клеток прямые, некоторые сильно утолщены (№ 34) до 6 μ. Величина клеток в межустьичных рядах 45,6×22,8—28,5, в устьичных — 28,5—39,9×68,4 μ. Устьица округлой формы, погруженные, замыкающие клетки не видны, побочных клеток — 4—6, их переклинальные стенки утолщены. Величина устьиц 57—74,1—85,5 μ. Устьичное отверстие в виде круглой или прямоугольной щели ориентировано большей частью продольно. Околоустьичные клетки присутствуют, располагаясь в один или два ряда. В межустьичных рядах можно заметить кутинизированные стенки гиподермальных клеток. У образца № 48 кутикула и стенки клеток особенно толстые, устьица сильно погруженные. Отпечатки на штуфах № 93, 114, 225 отличаются более крупными выпуклыми листьями, длиной 3—4, шириной 2—2,5 *мм*, перекрывающими свою листовую подушку. В эпидермальном строении также существует ряд отличий: стенки клеток тоньше, устьица крупнее и ориентированы большей частью поперечно.

Сравнение. Казахстанские отпечатки морфологическим строением листьев (тупой киль, широкий угол расхождения краев листьев от верхушки) и строением кутикулы (равномерное распространение устьиц на обеих поверхностях, непогруженные устьичные ряды, строение эпидермальных клеток, присутствие кутинизированных клеток гиподермы) наиболее близки итальянскому виду *Brachyphyllum tropidimorphum* Wesley, отличаясь от него более мелкими побегами и наличием прямоугольных эпидермальных клеток.

Морфологически казахстанские отпечатки близки *Brachyphyllum mamillare* Brongn. (Brongniart, 1828; Kendall, 1948), но существенно отличаются строением кутикулы: равномерным расположением устьиц на обеих сторонах эпидермы, цельными краями листьев, большим количеством побочных клеток устьиц (4—6). Отличия в строении эпидермы не позволили отождествить описанные отпечатки с *B. mamillare*, но морфологическая близость к этому виду подчеркивается видовым названием.

Pagiophyllum peregrinum (Lindl. et Hutt.) Schenk f. kazachstanica Orlovskaja f. n.

Табл. II, *4—7*; табл. V, *1—4*

Голотип. Отпечаток побега, 243/257; Институт зоологии АН КазССР; Южный Казахстан, хребет Каратау; поздняя юра.

Материал. Коллекция № 243, штуфы 97, 183, 209 (г), 216, 257, 280, 288, 351, 400, 410, 421, 427, 432, 457, 488, 498, 498а; коллекция № 276, штуф 66.

Диагноз. Побеги ветвящиеся. Листья овально-эллиптические, отстоящие, поверхности выпуклые, но без киля, величина листьев 6×4 *мм*.

Устьица на обеих сторонах, но на верхней их меньше. На нижней стороне ряды более правильные, стенки эпидермальных клеток сильнее кутинизированы. Устьица папиллозны. Присутствуют замыкающие клетки. Стенки гиподермальных клеток кутинизированы.

Описание. Этот вид представлен большим количеством отпечатков изолированных побегов, реже в виде ветвящихся веточек. Побеги прямые, иногда чуть изогнутые, их ширина 6—11, длина до 60 *мм*. Листья располагаются спирально, проектируясь выше основания листовой подушки, к стеблю не прижаты, овально-эллиптической формы с выпуклыми краями, но без киля. Только на штуфе № 216 листья слегка килеваты. Верхняя поверхность от нижней резко отделяется вдавленностью. Длина листьев 6, ширина 4 *мм*, длина свобод-

ной части листа равна ширине. Верхушка листа закругленно-точечная. Края листьев ровные, иногда слегка волнистые.

Эпидерма одинаково толстая на обеих сторонах, желто-коричневого цвета, устьиц больше на нижней стороне и располагаются они здесь более правильными рядами. Устьица погруженные, округлые, иногда соприкасающиеся, но, как правило, без общих побочных клеток. Исключение составляет образец № 251, где обнаружены два слившихся устьица. Побочных клеток 5—6. Их антиклинальные стенки хорошо заметны. Периклинальные стенки сильно утолщены, кутинизированы и выше общего эпидермального уровня выпуклы, как нарывчики. На переклинальных стенках заметна штриховатость, черточки располагаются от центра (радиально). На некоторых побочных клетках сохранились папиллы, но у большинства устьиц они разрушены. Замыкающие клетки заметны не везде: они тонкие и сильно погруженные. Околоустьичные клетки образуют круг. Обычные эпидермальные клетки сходны на обеих сторонах. Они прямоугольные, в продольных рядах. Клетки устьичных рядов в основном квадратные, с более кутинизированными стенками, поэтому устьичные ряды кажутся темными полосами. В межустьичных рядах клетки более вытянуты. Величина клеток в устьичных рядах 34,2—45,6×34,2—51,3, в межустьичных — 62,1—79,8×24,5—34,2 μ, величина устьиц — 85,5—114 μ. Гиподермальные клетки такой же формы, как эпидермальные; в устьичных рядах они прямоугольные, чаще изодиаметрические (68,4×45,6 μ), в межустьичных вытянутые прямоугольные, шириной 17,1 μ, концы стенок косые. В клетках имеется штриховатость.

Сравнение. Описанные отпечатки очень близки *Pagiophyllum peregrinum* и сходны с описанным ниже *P. papillatum*. С последним их сближает строение эпидермы, рисунок эпидермальных клетках, но *P. papillatum* отличается меньшей величиной побегов, папиллозностью эпидермальных клеток, обязательным присутствием папилл на побочных клетках устьиц. *P. peregrinum* близок строением побегов и эпидермы, но отличается иной формой листьев, без киля, большей величиной эпидермальных клеток и устьиц, отсутствием трихом, гиподермальными клетками, повторяющими форму эпидермальных. Тем не менее по признакам сходства каратауское хвойное можно отнести к *P. peregrinum*, но как новую казахстанскую форму.

Pagiophyllum papillatum Orlovskaja sp. n.

Табл. VI, *1—3*; табл. VII, *1—6*

Голотип. Отпечаток веточки, 243/41; Институт зоологии АН КазССР; Южный Казахстан, хребет Каратау; поздняя юра.

Материал. Коллекция №243, штуфы 14, 23, 35, 36, 41, 44, 45, 52, 452а, 56, 164, 192, 211, 278, 337 (?), 378, 414, 448.

Диагноз. Крупные ветви с нерегулярно разветвленными веточками, отходящими от главного стержня под углом 50—60°. Листья располагаются спирально. Они некрупные, удлиненно-овальные, с приостренной верхушкой. Длина листьев 3—6 *мм* (10 *мм* у № 192), ширина — 2—2,5 *мм* (4 *мм* у № 192). Нижняя и верхняя поверхности листьев выпуклые, но без киля. Края цельные. Устьица округлые или овальные, расположены на обеих поверхностях листа в рядах, отделенных 2—5 рядами обычных эпидермальных клеток. Устьица погруженные, побочных клеток 5—6, они с округленными папиллами, нависающими над устичной щелью. Периклинальные и дистальные

стенки побочных клеток утолщены, образуя как бы два ободка; имеется кольцо околоустьичных клеток. Стенки всех клеток толстые. Почти в каждой эпидермальной клетке есть крупная бородавочка, часто занимающая боковое положение у клеточной стенки. Сверху на эпидермальных клетках имеются редкие папиллы по краю листа. Заметна продольная штриховатость или точечная скульптура. Гиподермальные клетки сохраняются редко.

Описание. В коллекции представлено несколько изолированных фрагментов побегов и целая ветвь хвойного (№ 41), принятая нами за голотип. Последняя сохранилась на серо-охристом доломитовом песчанике вместе с отпечатками стволиков крупных ветвей и небольшой шишкой. Неполная длина ветки — 110, ширина — 80 *мм*. Ширина стержня ветки — 4 *мм*, он слегка бугорчатый, облиственный, листья на стержне треугольной формы располагаются между побегами. Веточки от стержня отходят в очередном порядке под углом 50—60°. Их длина 20—25, ширина — 5—10 *мм*. Они могут нерегулярно ветвиться, их величина — 16 *мм*. Листья очередные, отстоящие, удлиненно-овальные, слегка изогнутые, и в боковой плоскости некоторые из них могут иметь серпообразную форму, верхняя и нижняя поверхности листа выпуклые, но без киля, верхушка листа приостренная, проектируется выше или на уровне листовой подушки. Длина листьев 3—6, ширина — 2—2,5 *мм*. Строение эпидермиса верхней и нижней поверхности почти одинаково, только на верхней несколько меньше устьиц. Они расположены в четких, но не совсем правильных рядах: встречаются ряды со сдвоенными устьицами, иногда устьица выходят из ряда. Устьица погруженные, устьичные отверстия ориентированы большей частью поперечно, округлые или овальные, окружены кольцом из 5—6 побочных клеток, снабженных большими округлыми папиллами. Периклинальные и дистальные стенки побочных клеток утолщены и образуют кольца*. Присутствует кольцо околоустьичных клеток. Величина устьиц без окружающих клеток — 85,5, с окружающими — 136,8 μ.

Обычные эпидермальные клетки четырех-пятиугольные, изодиаметрические, величиной 45,6—28,5×39,9—28,5 μ. Углы клеток закруглены. В устьичных рядах клетки такие же по форме, только поперечно вытянуты и некоторые чуть крупнее; их величина — 22,8—45,6×45,6 μ. Почти в каждой клетке заметна круглая бородавочка, располагающаяся чаще сбоку у стенки клетки, реже — в центре. Сверху на эпидермальных клетках видна штриховатость с точечным узором. Стенки эпидермальных клеток толстые, примерно 5,7 μ. Имеются редкие папиллы в некоторых эпидермальных клетках: они короткие, сильно кутинизированные, с приостренными или закругленными верхушками величиной 45,6×22,8—28,5 μ, папиллы по краю листа длиннее, тоньше, размером 85,5×28,5 μ. На этом же штуфе рядом с ветвью *Pagiophyllum papillatum* сохранилась небольшая женская шишка, возможно, принадлежащая этому растению. Ее длина — 17, ширина — 14 *мм*. Чешуи округлые или треугольные, располагаются спирально, детали их неопределимы.

Отпечаток листа на штуфе № 192 отличается крупными отогнутыми листьями, но его эпидермальное строение аналогично строению представителей этого вида с мелкими листочками.

Сравнение. Описанные побеги хвойного отличаются и внешне и строением кутикулы от всех известных видов *Pagiophyllum*. Наибо-

* Особенно хорошо заметны периклинальные (наружные) стенки побочных клеток, даже в случае, когда другие стенки разрушены.

лее близкими являются *Pagiophyllum astrachanense* Dolud., *Pagiophyllum peregrinum* (Lindl. et Hutt.) Schenk. С первым его сближают строение побегов и листьев, их величина, сходство эпидермального строения, устьица с папиллами. Отличие заключается в присутствии крупных бородавочек и папилл на эпидермальных клетках казахстанского хвойного. От *P. peregrinum* описанный вид отличается облиствлением стержней побегов, иной формой листьев, присутствием бородавочек на эпидермальных клетках, очертанием папилл на побочных клетках устьиц (без гребневидного соединения). От близких *P. peregrinum, P. connivens* Kendall и *P. sewardi* Kendall описанный вид отличается в основном меньшей величиной листьев и более рыхлым расположением их на побеге, присутствием бородавочек на эпидермальных клетках, у *P. connivens* бородавочек нет, а у *P. sewardi* они встречаются редко. Своеобразие морфологических и эпидермальных признаков позволяют хвойное из Каратау описать как новый вид, назвав его по очень характерному признаку (присутствию папилл на побочных клетках устьиц и краях листьев) — *papillatum*.

Pagiophyllum ketovae Orlovskaja sp. n.

Табл. VIII, *1—4*

Голотип. Отпечаток побега, 243/152; Институт зоологии АН КазССР; Южный Казахстан, хребет Каратау; поздняя юра.

Материал. Коллекция № 243, штуфы 152, 314, 404, 413, 444, 493.

Диагноз. Побеги крупные (7—12 *мм* ширины), прямые, разветвленные. Листья расположены спирально, перекрывая верхушками основания своих листовых подушек. Листья снизу выпуклые, сверху — вогнутые, верхушки притупленно заостренные, направленные вверх. Длина листьев — 5—8, ширина — 3—4 *мм*.

Кутикула толстая. Устьица равномерно распределяются на обеих сторонах в продольных рядах. Эпидермальные клетки квадратные, пяти-шестиугольные, чаще изодиаметрические, углы клеток несколько закруглены, величина их 34,2—45,6×45,6—57 μ. Устьица округлые, погруженные, с 5—7 побочными клетками, папиллозные.

Вид назван в честь известного исследователя юрских флор А. И. Турутановой-Кетовой.

Описание. В каратауской коллекции крупные широкие побеги этого вида хорошо отличимы от всех видов *Brachyphyllum* и *Pagiophyllum*. Побеги прямые, крупные, от 7 до 12 *мм* ширины, некоторые разветвлены (152, 413), причем ответвляющиеся веточки, отходящие под углом 35—40°, вдвое тоньше основного побега. На верхушке одного из побегов листья очень сближены, образуя утолщения. Листья располагаются спирально, перекрывая верхушками основания соседних листьев и свою листовую подушку, прикрепляются они к стеблю под углом в 35—45, иногда под углом в 10° (штуф № 493), Нижняя поверхность листа выпуклая, верхняя — слегка вогнутая, верхушка притупленно заостренная, иногда в боковой плоскости клювовидно загнутая, тогда лист становится килеватым. Длина листьев — 5—8, ширина — 3—4 *мм*.

Кутикула толстая. Устьица равномерно распределяются на обеих сторонах, ближе к верхушке листа устьиц меньше, располагаются они в продольных рядах. Эпидермальные клетки иногда почти квадратные, пяти- шестиугольные, чаще изодиаметрические, углы клеток

несколько закруглены, величина их 34,2×45,6—57 μ. Устьица погруженные, округлые, с 5—7 побочными клетками, переклинальные стенки устьиц слегка утолщены. На некоторых побочных клетках видны тонкие папиллы. Величина устьиц с побочными клетками 62,7 μ. Стенки гиподермальных клеток не заметны.

Сравнение. Наибольшую близость описанные отпечатки обнаруживают с итальянским *Pagiophyllum robustum* Wesley и английским *Pagiophyllum connivens Kendall*. От первого их отличают меньшая величина побегов и эпидермальных клеток, менее закругленные углы эпидермальных клеток, наличие папилл на побочных клетках устьиц, от второго — меньшая величина побегов, направление листьев на побеге, менее толстые стенки эпидермальных клеток, отсутствие гиподермальных клеток.

ЛИТЕРАТУРА

Брик М. И. О некоторых юрских хвойных растениях Туркестана. Бюлл. Сред.-Аз. госуниверситета, № 10, 1925.

Вахрамеев В. И. Закономерности распространения и палеоэкология мезозойских хвойных *Cheirolepidiaceae*. «Палеонтологический журнал», 1970, № 1.

Долуденко М. П. Новые виды рода *Pagiophyllum* из юры юга СССР. «Ботанический журнал», 1966, т. LI.

Adams A. *Pagiophyllum gracillimum* sp., nov., a conifer from the Yorkshire Jurassic. Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 12, vol. IV, 1951.

Archangelsky S. A new mesosoic Flora from Tico Santa Cruz Province. Argentina, 1958.

Archangelsky S. On the genus *Tomaxellia* from the Lower Cretaceous of Patogonia (Argentina) and its male and female cones. J. Linnean Soc. London (Bot.), vol. 61, N 384, 1968.

Barnard P. D. A new species on Masculostrobus Seward producing *Classopollis* pollen from the Jurassic of Iran. I. Linnean Soc. London (Bot.), vol. 61, N 384, 1968.

Bose M. *Brachyphyllum spiroxylum* sp. nov. from the Rajmahal Hills, India. Journ. Ind. Bot. Soc., vol. XXXI, 1953.

Brongniart A. Prodrome d' une histoire des veretaux fossiles. Paris, 1828.

Florin R. On Jurassic Taxads and Conifers from North Western Europe and Eastern Greenland. Acta Horti Bergiani, Band 17, N 10. Uppsala, 1958.

Harris F. Notes on the Jurassic Flora of Yorkshire, 52—54. *Haiburnia*, gen. nov., *Bilsdalea dura*, gen. et sp. nov., *Pagiophyllum rigidum* (Phillips) n. comb. Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 12, vol. V, 1952.

Heer O. Contributions a la Flore Fossile du Portugal. Conun. Trab. Geol. Lisbon, vol. XIV, 1881.

Holden R. On the Cuticles of some Indian Conifers. The Bot. Gaz. vol. LX, N 3. Chicago, 1915.

Hollick A. and Jeffrey E. Affinites of certain cretaceous Plant Remains commonly referred to the genera *Dammara* and *Brachyphyllum*. Amer. Nat., vol. XL. N. Y. 1906.

Kendall M. W. On five Species of *Brachyphyllum* from the Jurassic of Yorkshire and Southen England. Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 11, vol. XIV, 1947.

Kendall M. W. On six species of *Pagiophyllum* from the Jurassic of Jorkshire and Southen England. Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 12, vol. I, 1948.

Kendall M. W. A Jurassic member of the Araucariaceae. Ann. Bot., N. S., vol. XIII, 1949(a).

Kendall M. W. On a new Conifer from the Scottish Lias. Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 12, vol. II, 1949(b).

Kendall M. W. (c). On *Brachyphyllum expansum* (Sternberg) Seward, and its cone. Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 12, vol. II, 1949(c).

Kendall M. W. Some Conifers from Jurassic of England. Ann. Mag. Nat. Hist., Ser. 12, vol. V, 1952.

Lorch J. Some jurassic Conifers from Israel. J. Linnean, Scoc. London (Bot.), 1968, 61, N 384.

Pomel A. Materiaux pour servir a la flore fossile des terrains Jurassiques de la France. Amt. Ber. Versam. Ges. Deutsch. Naturf. and Artze. Bd. XXV, Aachen, 1849.

Sahni B. Revisions of Indian Fossil Plants. Pt. I. Coniferales (a—Jmpressions and Jncrustations) Pal. Indica. Mem. geol. Surv. India, N. S., vol. XI. Calcutta, 1928.

Schenk A. Die fossile Flora der Grenzschichten des Keupers und Lias Frankens. Wiesbaden, 1867.

Seward A. and Bancroft N. Jurassic plants from Cromarty and Sutherland, Scotland. Trans. Roy. Soc. Edinb., vol. XLVIII, 1913.

Sternberg C. Versuch einer geognotisch-botanischen Darstellung der Flora der Vorvelt. Leipzig, 1820—1838 (1823).

Wesley A. Contributions to the knowledge of the Grey Limestones of Veneto, part I, Mem, Inst. geol. Univ. Padova, 1956.

Zeiller R. Bassin houiller et permiende Blanzy et du Creusot, Fasc. 2-Flore fossile. «Etudes des gites mineraux de la France», Atlas. Paris, 1906.

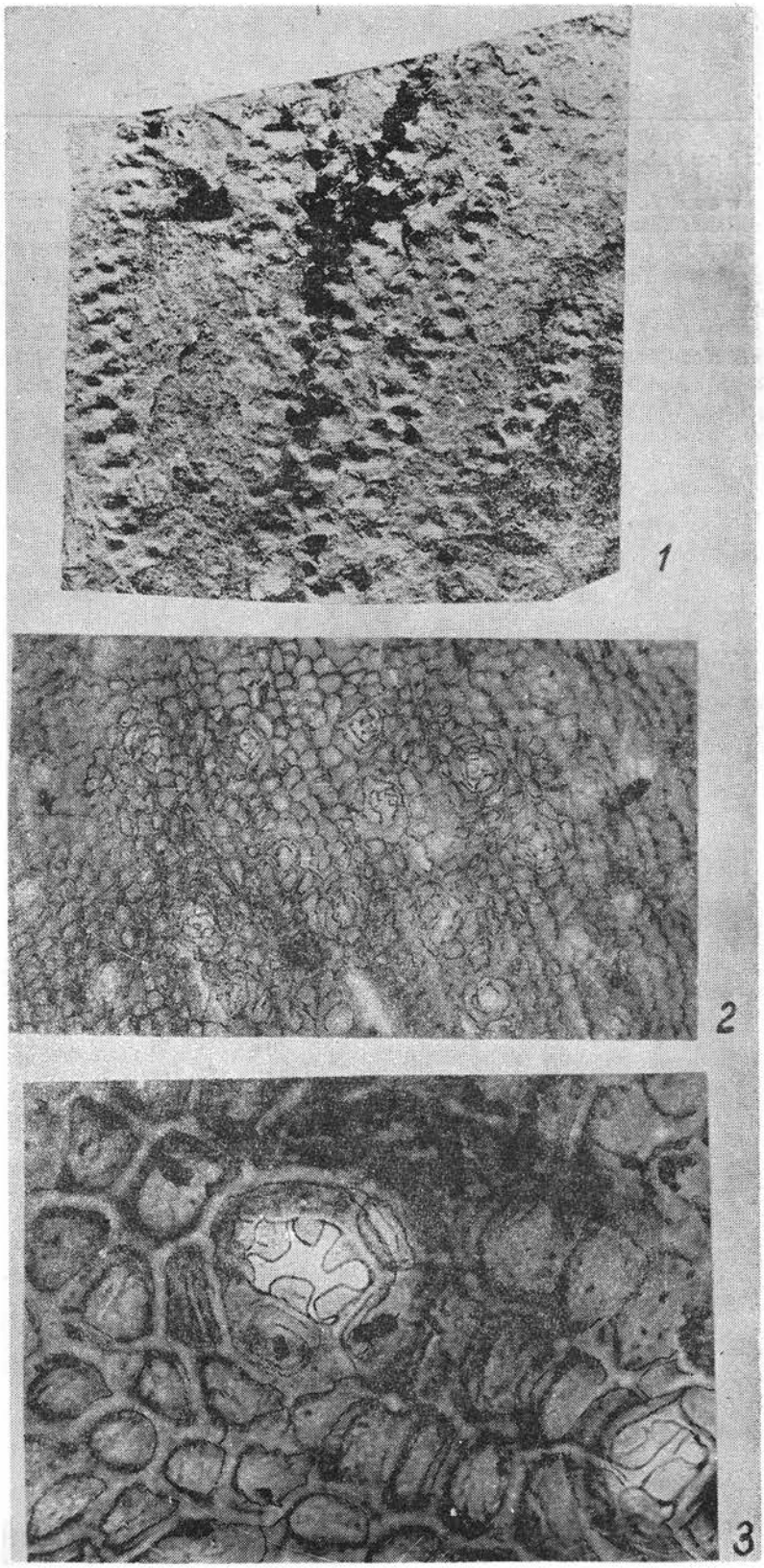

Таблица I*

Brachyphyllum expansum (Sternb.) Sew.

1 — разветвленные крупные побеги, 243/72; *2* — участок эпидермы листа с нерегулярными рядами устьиц. Стенки эпидермальных клеток утолщены, ×93,5, 243/72; *3* — увеличенный участок эпидермы этого же листа с 2 устьицами. Хорошо видны крупные папиллы на побочных клетках, × 420.

---

* Все фотографии отпечатков растений (кроме особо отмеченных) даются в натуральную величину, микрофотографии эпидермиса — при увеличении в 93,5 и 205.

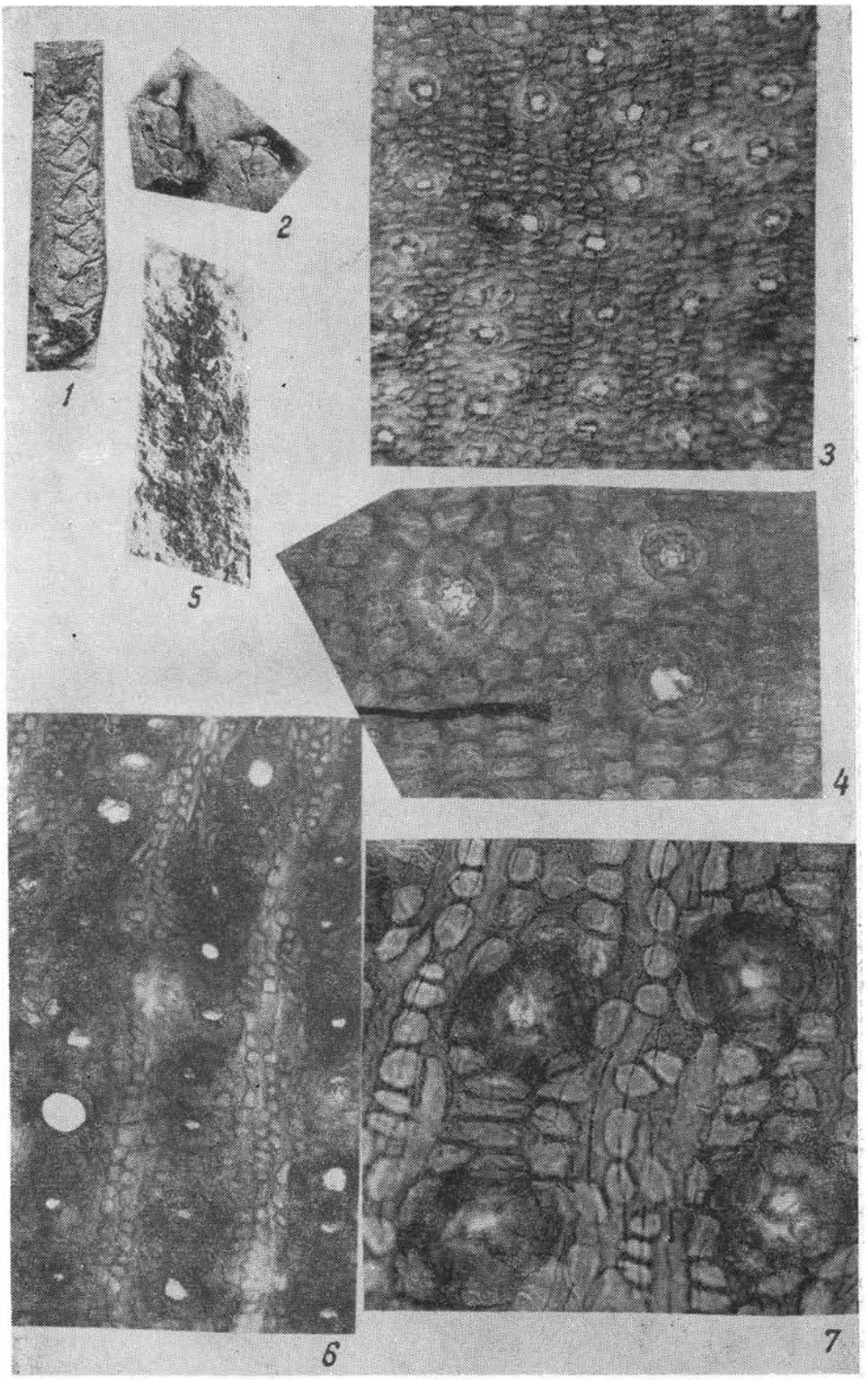

Таблица II

Brachyphyllum expansum (Sternb.) Sew.

1 — побег с крупными листьями, 243/105; *2* — фитолеймы этого же побега; *3* — участок эпидермы листа с рядами устьиц. Стенки клеток утолщены. Видны стенки гиподермальных клеток в виде тонких продольных полос, ×93,5; 243/105; *4* — участок эпидермы листа. Видны папиллы на устьицах и стенки гиподермальных клеток, ×205, 243/264.

Pagiophyllum peregrinum (Lindl. et Hutt.) Schenk. f. *kazachstanica* Orlovskaja f. n. *5* — побег с листьями, 243/216; *6* — участок эпидермы листа с более темными рядами устьиц. Хорошо видны гиподермальные клетки, ×93,5; *7* — увеличенный участок эпидермы этого же листа. Побочные клетки устьиц с радиальной штриховатостью, ×205.

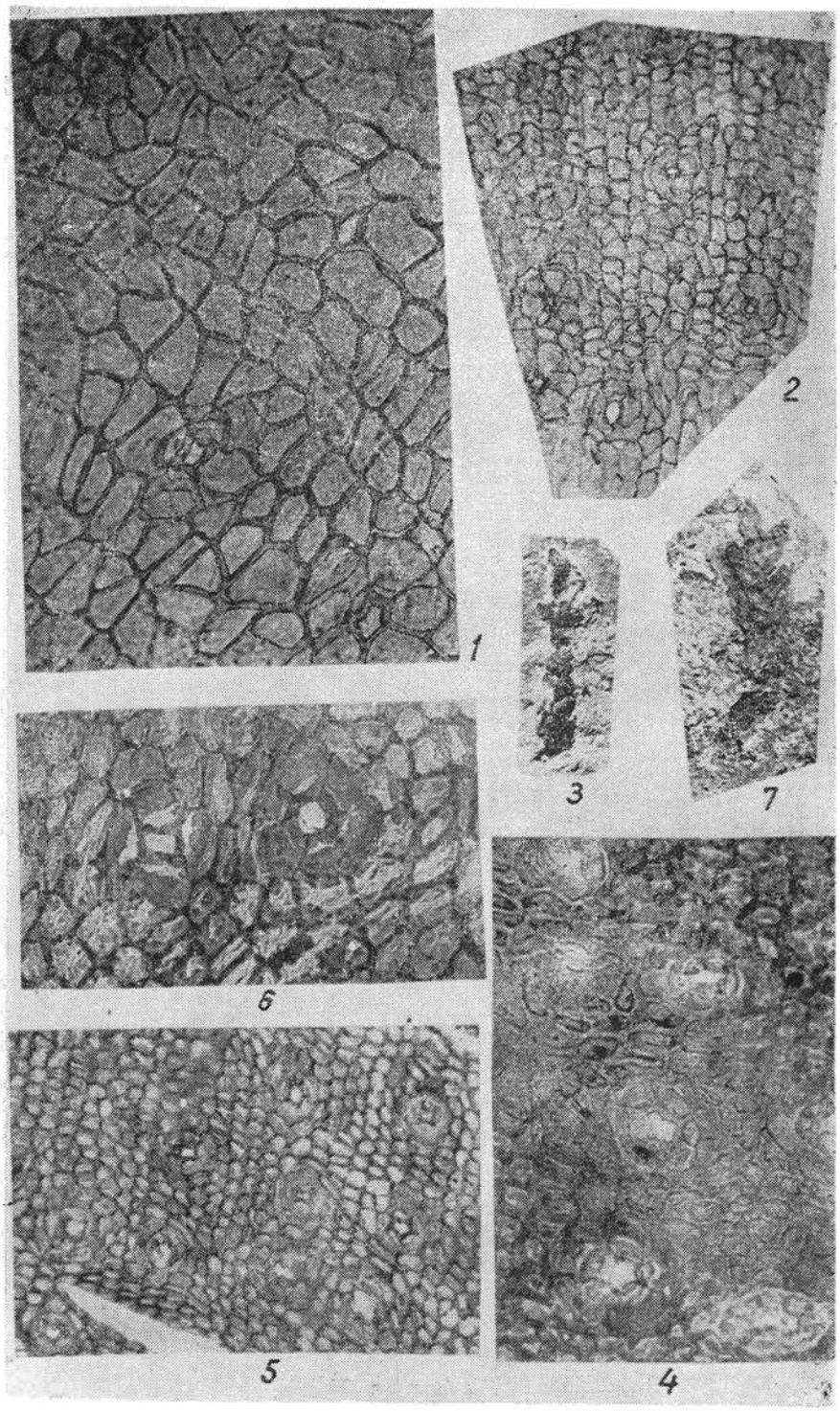

Таблица III

Brachyphyllum mamillareforme Orlovskaja sp. n.

1 — участок эпидермы листа с крупными эпидермальными клетками, ×205, 243/93; *2* — участок эпидермы с рядами устьиц, × 93,5, 243/114.

Brachyphyllum expansum (Sternb.) Sew.

3 — фрагмент побега, 243/6; *4* — участок эпидермы листа, ×205, 243/6; *5* — участок эпидермы листа, ×93,5, 243/8[1]; *6* — увеличенный участок эпидермы этого же листа. Видны четковидные стенки эпидермальных клеток, ×205; *7* — разветвленный побег, 243/113.

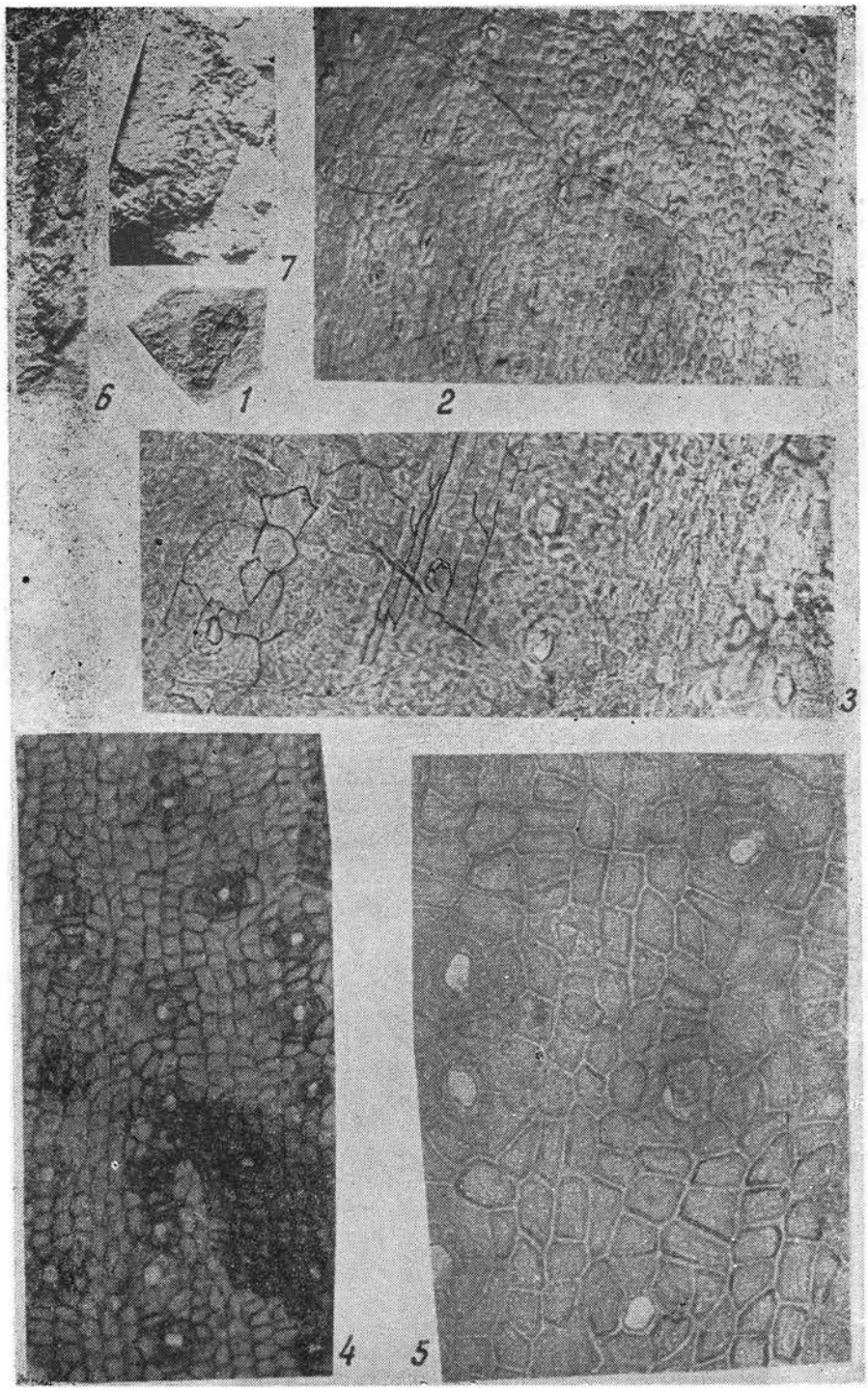

Таблица IV

Brachyphyllum mamillareforme Orlovskaja sp. n.

1 — разветвленный побег, голотип, 243/34; *2* — участок эпидермы листа; клетки с толстыми стенками, ×93,5, 243/34; *3* — увеличенный участок того же листа; *4* — участок эпидермы листа, ряды устьиц, стенки клеток более тонкие, ×93,5, 243/225; *5* — увеличенный участок эпидермы того же листа; *6, 7* — отдельные побеги.

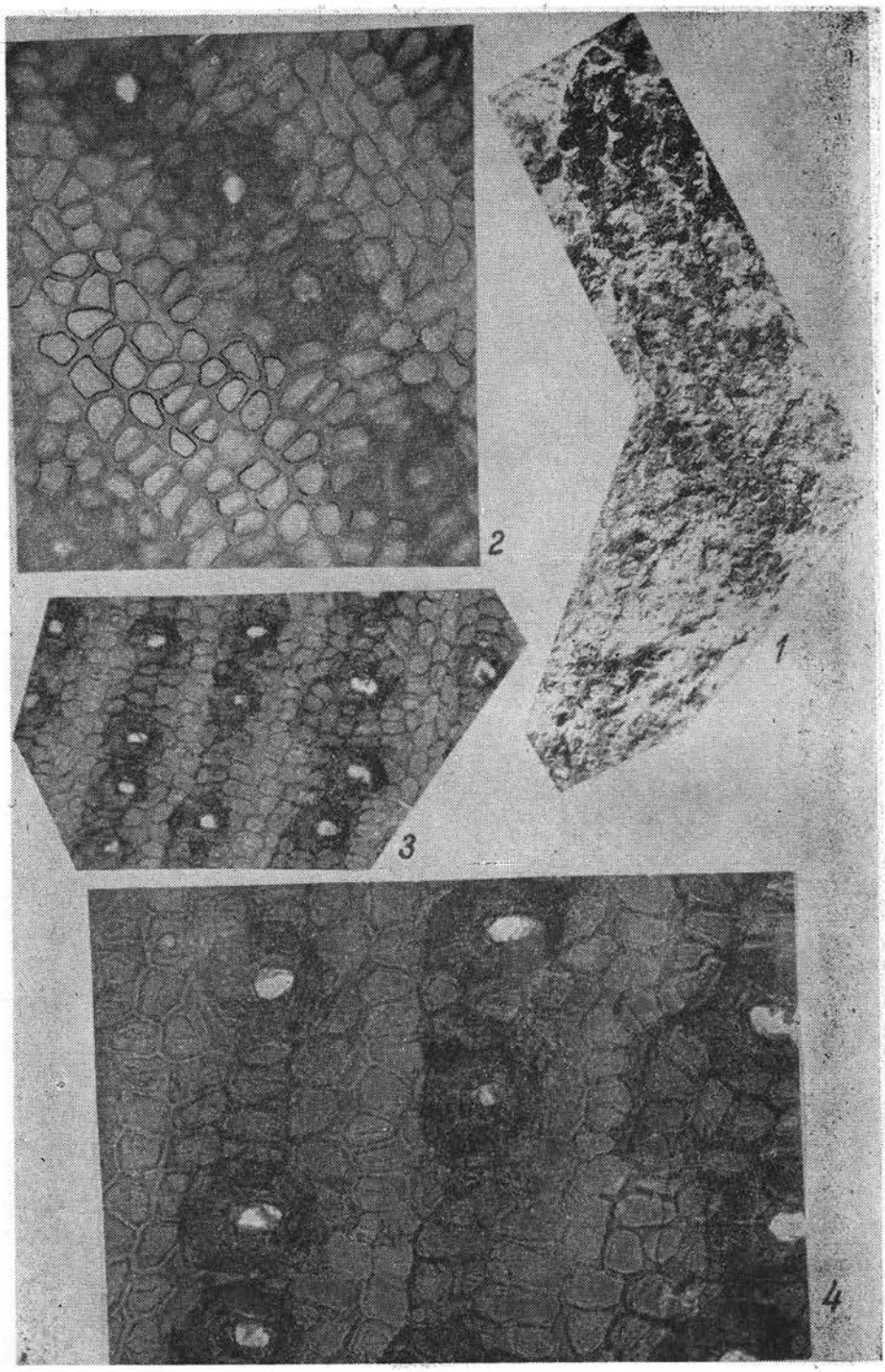

Таблица V

Pagiophyllum peregrinum **(Lindl. et Hutt.) Schenk f.** ***kazachstanica*** **Orlovskaja f. n.**
1 **— крупные прямые побеги, 243/257;** ***2*** **— участок эпидермы листа. Стенки побочных клеток утолщены, ×205, 243/288;** ***3*** **— участок эпидермы листа, ряды устьиц, ×93,5, 243/498;** ***4*** **— увеличенный участок эпидермы этого же листа.**

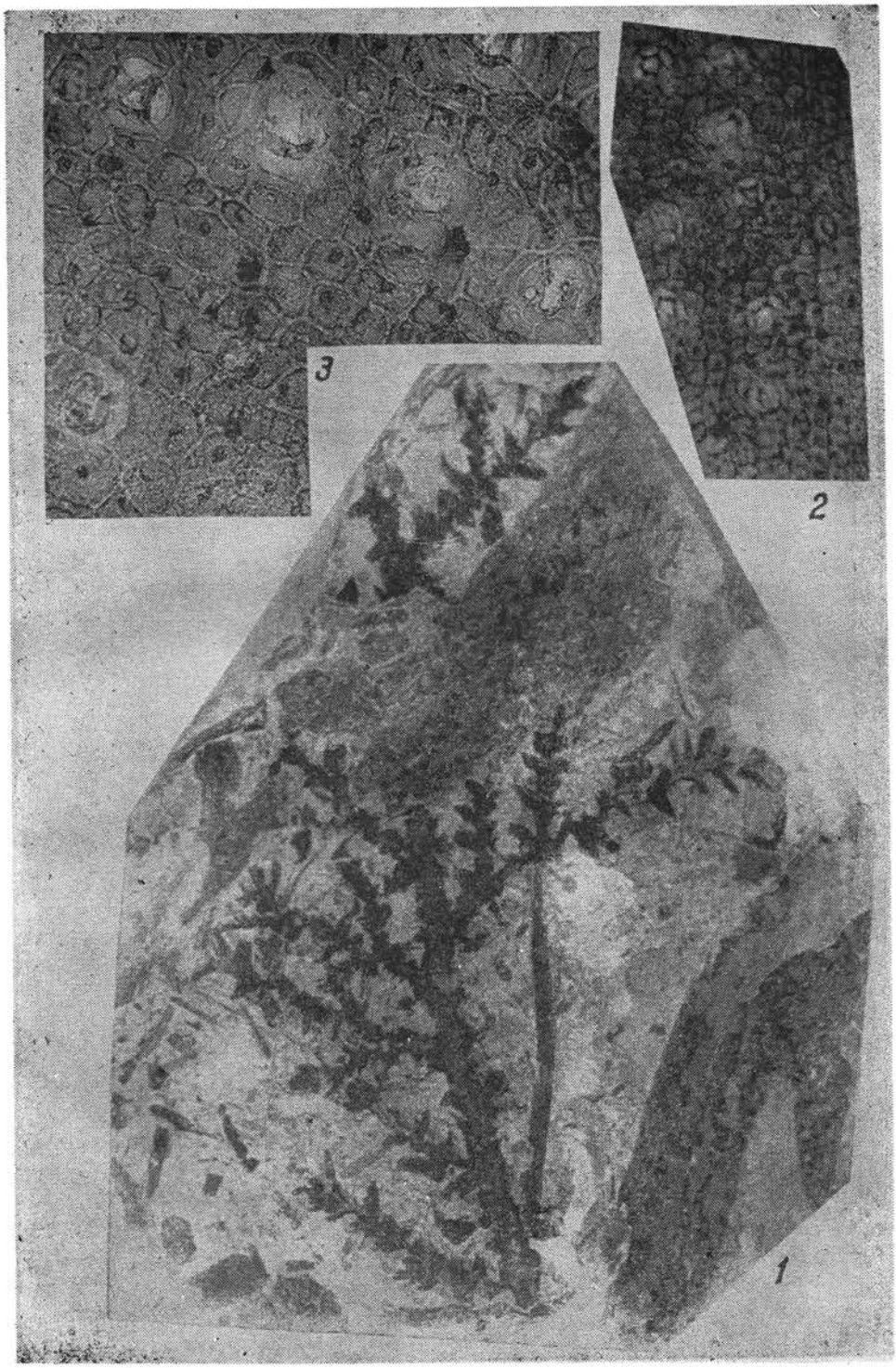

Таблица VI

Pagiophyllum papillatum Orlovskaja sp. n.

1 — ветвь с разветвленными побегами. Внизу слева — шишка. Голотип, 243/41; *2* — участок эпидермы листа. Хорошо видны бородавочки, ×93,5, 243/41. *3* — увеличенный участок эпидермы этого же листа. Хорошо заметна точечная штриховка поверхности эпидермальных клеток. На побочных клетках устьиц — папиллы.

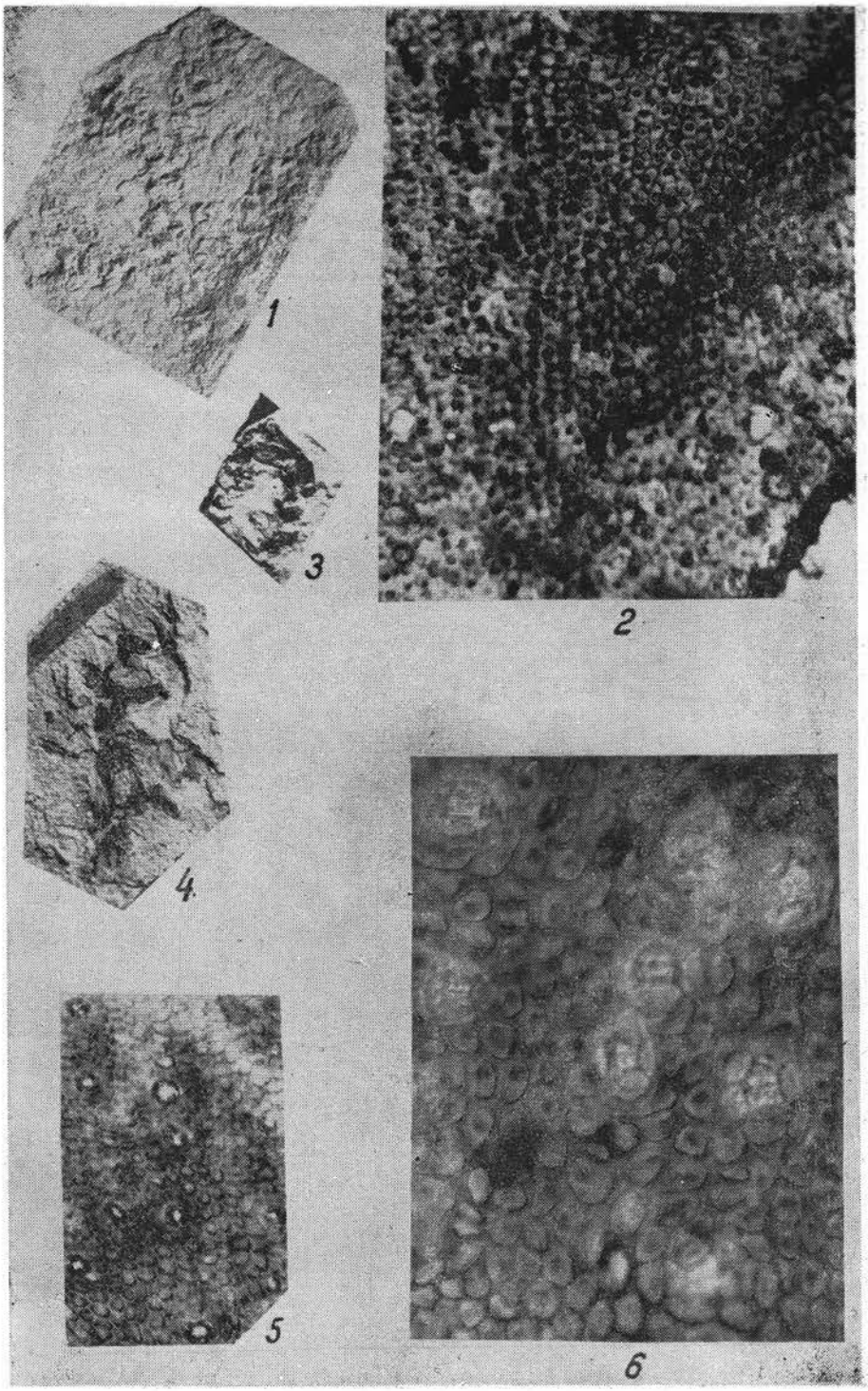

Таблица VII

Pagiophyllum papillatum Orlovskaja sp. n.

1 — разветвленный побег, 243/44; *2* — участок эпидермы листа. Хорошо заметны бородавочки; *3* — фрагменты побегов, 243/56; *4* — фрагменты побегов с крупными отстоящими от стебля листьями, 243/192; *5* — фрагмент эпидермы листа, ×93,5, 243/337; *6* — фрагмент эпидермы листа, ×205, 243/23.

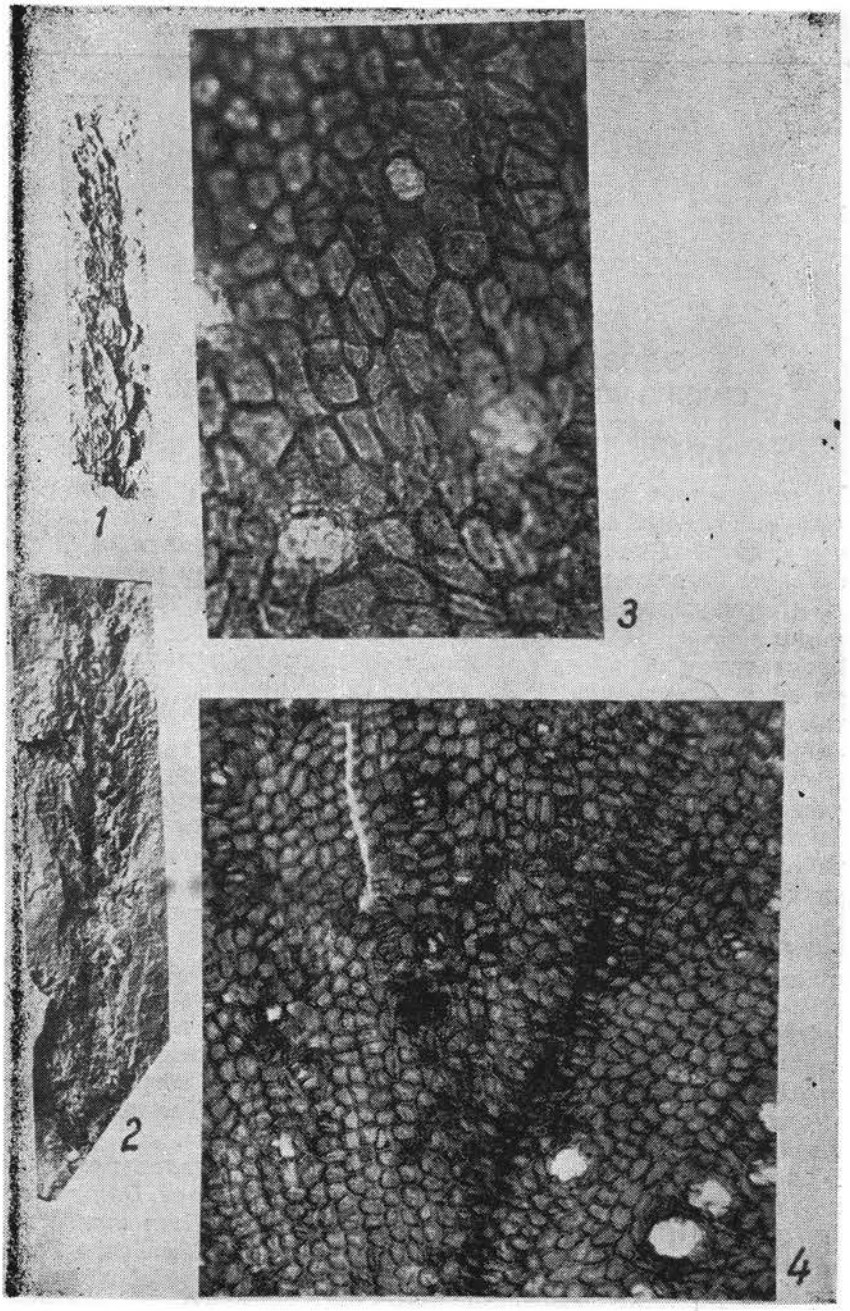

Таблица VIII

Pagiophyllum ketovae Orlovskaja sp. n.

1—2 — прямые широкие побеги, 243/493, 243/152; *3* — участок эпидермы листа, ×205, 243/152; *4* — участок эпидермы листа. Хорошо заметна полоса сильно кутинизированных клэток в месте киля, ×93,5, 243/358.