

## РОД *TROCHODENDROIDES* BERRY В МЕЛОВЫХ ФЛОРАХ СИБИРИ

Л. Б. Головнёва, П. И. Алексеев

*Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, С.-Петербург*

На основании изучения остатков листьев рода *Trochodendroides* из альб-маастрихтских отложений Чулымо-Енисейской впадины (Западная Сибирь), Лено-Виллюйской впадины (Восточная Сибирь) и бассейна р. Колымы описано 3 новых вида (*T. buorensis* Golovn., sp. nov., *T. beketovii* Golovn., sp. nov., *T. rostrata* Golovn. et P. Alekseev, sp. nov.) и образовано 6 новых комбинаций (*T. tiungensis* (Budants.) Golovn., comb. nov., *T. heterophylla* (Budants.) Golovn., comb. nov., *T. kemensis* (Ananjev) Golovn., comb. nov., *T. sibirica* (Tcherepnin) P. Alekseev, comb. nov., *T. bajkovskae* (I. Lebed.) Golovn., comb. nov., *T. gromovii* (E. Lebed.) Golovn., comb. nov.); для двух видов предложены новые названия (*T. budantsevii* Golovn., nom. nov., *T. ananjevii* Golovn., nom. nov.). У *T. heterophylla* и *T. ananjevii* впервые для рода *Trochodendroides* изучено строение эпидермы. Сравнительный эпидермально-кутикулярный анализ показал, что эпидерма рода *Trochodendroides* имеет наибольшее сходство с эпидермой рода *Cercidiphyllum* и значительно отличается от эпидермы родов *Zizyphus* и *Paliurus*.

Род *Trochodendroides* появился на территории Сибири в раннем — среднем альбе, в составе мезофитных флор с доминированием голосеменных растений. Его существование в то время подтверждается находками плодов *Nyssidium*. В позднеальб-сеноманских флорах систематическое и морфологическое разнообразие рода невелико и листья *Trochodendroides* встречаются нечасто. В туроне количество находок листьев этого рода увеличивается. Наибольшее систематическое и морфологическое разнообразие достигается в коньяке (виллюйская и антибесская флоры). Во многих местонахождениях этого возраста листья *Trochodendroides* доминируют. В сантон-кампане разнообразие и встречаемость видов этого рода вновь сокращаются. В это время преобладают узколистные ланцетные или овальные морфотипы, которые часто описываются под названиями *Macclintockia*, *Zizyphus* или *Paliurus*. На протяжении позднего мела род *Trochodendroides* был характерным представителем флоры Сибирско-Канадской флористической области. В меловых отложениях Европы этот род пока не известен. Он появляется там только в палеогеновых флорах. В Туранской провинции, пограничной между Евро-Синийской и Сибирско-Канадской флористическими областями, представители рода *Trochodendroides* встречаются на протяжении большей части позднего мела, но никогда не доминируют в местонахождениях.

*Ключевые слова:* меловые флоры, Сибирь, род *Trochodendroides*.

### ВВЕДЕНИЕ

Растения, имеющие листья с пальчатым брохидодромным жилкованием и цельным или зубчатым краем, сходные по морфологии с листьями представителей порядка Trochodendrales s.l., были широко распространены в бореальных флорах в позднем мелу и палеогене. Для них характерно высокое разнообразие формы листовых пластинок, строения края и особенностей жилкования, сочетающееся со значительным внутривидовым полиморфизмом. За длительный период исследования ископаемых флор их относили к самым разным родам, и до сих пор общепризнанной точки зрения на принципы родовой и видовой диагностики подобных листьев не существует. Д. Крэбтри (Crabtree, 1987) предложил объединить такие морфотипы под названием троходендрофиллов.

Первоначально эти листья относили к различным современным таксонам — в частности, значительное количество троходендрофиллов было описано в составе рода *Populus* (Newberry, 1863, 1898; Heer, 1868). Кроме этого, они рассматривались в составе других родов, таких как *Piper*, *Menispermites*, *Hedera*, *Paliurus*, *Zizyphus*, *Grewia*, *Smilax*, *Cercis*, *Ficus* (Ward, 1886; Lesquereux, 1878; Newberry, 1898; Knowlton, 1899; Hollick, 1936).

В 1922 г. Э. Бэрри (Berry, 1922) предложил использовать для листьев, сходных по морфологии с листьями представителей порядка Trochodendrales, родовое название *Trochodendroides*. Тип

рода — *T. rhomboidea* (Lesq.) Berry происходит из сеноманской флоры формации Дакота, США. Немного позже, в работе по палеогеновой флоре Британской Колумбии (Канада), Бэрри перевел в род *Trochodendroides* вид *Populus arctica* Heer, широко распространенный в палеоценовых флорах Гренландии, Шпицбергена и Северной Азии (Berry, 1926). С этого времени в позднемиоценовых и третичных флорах было описано множество различных видов рода *Trochodendroides* (Berry, 1935; Bell, 1949; Криштофович, 1958; Криштофович, Байковская, 1966, Wolfe, 1966; Ильинская, 1974в; Hickey, 1977; Буданцев, 1968, 1983; Буданцев, Мохов, 1986; Головнёва, 1994). Но некоторые авторы продолжали рассматривать некоторые морфотипы троходендрофиллов в составе других родов: *Cocculus*, *Tetracentron*, *Cercidiphyllum*, *Zizyphus*, *Paliurus*, *Macclintokia*, *Menispermites* (Hollick, 1930, 1936; Буданцев, 1968; Ильинская, 1974б,е; Hickey, 1977; Tanai, 1981; Шилин, 1986; Герман, Лебедев, 1991). При этом морфологические критерии разделения листьев на различные роды очень неоднозначно трактуются разными авторами, их трудно использовать на практике.

Большое значение для понимания природы рода *Trochodendroides* имела работа Р. Брауна (Brown, 1939). На материале из позднемиоценовых и палеогеновых флор Северной Америки он предпринял первую попытку ревизии известных на тот момент троходендрофиллов. Все остатки он отнес к современному роду *Cercidiphyllum* и разделил их на 4 вида. Кроме того, Браун присоединил к виду *C. arcticum* (Heer) R. W. Brown кистевидные соплодия, плоды и семена, которые часто находили вместе с этими листьями. В дальнейшем были установлены существенные отличия этих генеративных органов от таковых современного рода *Cercidiphyllum* (Chandler, 1961, Crane, 1984). В настоящее время их обычно описывают под родовым названием *Nyssidium* (Ильинская, 1974г). Таксономические комбинации, установленные Брауном, также почти не используются. Однако этот ученый впервые обратил внимание палеоботаников на значительное сходство листьев *Trochodendroides* и находимых совместно с ними плодов *Nyssidium* с соответствующими органами рода *Cercidiphyllum*.

Наилучший по сохранности материал по роду *Nyssidium* известен из датских отложений цагаанской свиты в Амурской области (Красилов, 1976), палеоценовых отложений Южной Англии (Crane, 1984) и Канады (Crane, Stockey, 1985). Исследование этих находок выявило значительное сходство внутреннего строения плодов *Nyssidium* и *Cercidiphyllum*, что позволило отнести род *Trochodendroides* к семейству Cercidiphyllaceae.

Настоящие плоды *Cercidiphyllum* появляются в американских и европейских флорах с олигоцен и миоцена (Jähnichen et al., 1980; Manchester, Meyer, 1987). П. Крейн (Crane, 1984) предложил применять название *Trochodendroides* к листьям, которые ассоциируются с кистевидными соплодиями *Nyssidium*, а название *Cercidiphyllum* использовать только для листьев, которые встречаются совместно с плодами *Cercidiphyllum*. Однако критерий разделения родов по совместной встречаемости листьев и генеративных органов очень трудно использовать на практике. Поэтому некоторые авторы продолжают использовать название *Cercidiphyllum* и для более древних — палеоценовых и эоценовых находок, которые имеют наибольшее сходство с листьями этого рода (Ильинская, 1974д; Chandrasekharam, 1974; Буданцев, 1983).

Кроме *Nyssidium*, вместе с листьями троходендрофиллов часто встречается другой тип плодов — *Nordenskioldia*. Связь этих плодов с листьями троходендрофиллов предполагалась уже давно (Криштофович, 1958; Crane, 1989), однако соотнести их с конкретным морфотипом долго не удавалось. Такая попытка была предпринята П. Крейном, С. Манчестером и Д. Дильчером, которые детально изучили плоды *Nordenskioldia* из палеогеновых и миоценовых отложений Северной Америки и ассоциирующиеся с ними листья (Crane et al., 1991; Manchester et al., 1991). Эти листья имеют клиновидное или усеченное основание, закругленную верхушку, цельный, волнистый или неправильно-зубчатый край. Подобные морфотипы ранее рассматривались некоторыми авторами в составе рода *Cocculus* (Ильинская, 1974е; Hickey, 1977; Tanai, 1981). Крейн с соавторами предложили использовать для этих листьев родовое название *Zizyphoides*, которое было введено А. Сьюордом и В. Конвей (Seward, Conway, 1935) для образцов из Гренландии, первоначально описанных Геером как *Paliurus colombii* Heer.

Таким образом, согласно концепции Крейна с соавторами, к роду *Trochodendroides* должны преимущественно относиться листья с сердцевидным основанием и городчатым краем, сходные по морфологии с листьями *Cercidiphyllum* и ассоциирующиеся с плодами *Nyssidium*, а к роду *Zizyphoides* — цельнокрайные или неправильно-зубчатые листья, ассоциирующиеся с плодами *Nordenskioldia*. Такая ассоциация действительно хорошо прослеживается для ряда палеогеновых видов, однако в мелу морфотипы, характерные для третичных видов *Zizyphoides*, отсутствуют. Плоды *Nordenskioldia*

изредка встречаются в меловых отложениях Сибири начиная с турона, но связать с ними определенные типы листьев пока не удастся.

В целом меловые троходендрофиллы более разнообразны по морфологии, чем третичные, и значительно хуже исследованы. Несмотря на то, что тип рода *Trochodendroides* происходит из сеноманских отложений, многие авторы считают его характерным в основном для третичных флор. Однако исследования последних лет показали, что во многих позднемеловых флорах Северной Азии род *Trochodendroides* был одним из доминирующих элементов (Буданцев, 1983; Герман, Лебедев, 1991; Филиппова, Абрамова, 1993; Головнёва, 1994; Головнёва и др., 2008). Настоящая статья посвящена описанию новых видов рода *Trochodendroides* и ревизии предыдущих находок из альб-маастрихтских отложений трех регионов Сибири: Чулымо-Енисейской впадины (Западная Сибирь), Лено-Вилюйской впадины (Восточная Сибирь) и бассейна р. Колымы.

## КРАТКИЙ ОБЗОР АЛЬБ-МААСТРИХТСКИХ ФЛОР СИБИРИ

### Чулымо-Енисейская впадина

В Чулымо-Енисейской впадине континентальные флоросодержащие отложения распространены в бассейнах рек Кии, Чулыма, Кеми, Сыма и Каса (рис. 1). В настоящее время меловые образования этого района подразделяются на илекскую, кийскую, симоновскую и сымскую свиты (Решение 5-го..., 1991). Изучением стратиграфии и растительных остатков из меловых отложений Чулымо-Енисейской впадины занимались В. А. Хахлов (1930), А. Р. Ананьев (1948, 1955), А. С. Кириллов (1948), И. В. Лебедев (1955а,б, 1962), Т. Н. Байковская (1956, 1957), а в более позднее время Л. Ю. Буданцев, В. А. Красилов, Л. Б. Головнёва, С. В. Щепетов и П. И. Алексеев (Буданцев, 1979; Krassilov, Golovneva, 2001; Головнёва, 2003, 2005, 2008; Golovneva, Oskolski, 2007; Щепетов и др., 2009; Alekseev, 2009; Алексеев, 2010; Головнёва, Щепетов, 2010).

История развития флоры в этом регионе прослежена с позднего альба по маастрихт и подразделена на 5 этапов (Головнёва, 2005): сертинский (поздний альб, кийская свита), чулымский (сеноман, нижняя часть симоновской свиты), касский (турон, верхняя часть симоновской свиты), антибесский (коньяк-сантон (?), нижняя часть сымской свиты) и сымский (маастрихт, верхняя часть сымской свиты). Род *Trochodendroides* встречается в чулымской, антибесской и сымской флорах.

Чулымская флора происходит из нижней части симоновской свиты. Растительные остатки были обнаружены в нескольких местонахождениях на рр. Кия, Чулым и Кемь. В них преобладают листья *Platanus simonovskiensis* I. Lebed. и *Sapindopsis kryshstofovichii* (I. Lebed.) Golovn. и побеги *Sequoia* sp. Папоротники представлены видами *Asplenium dicksonianum* Heer и *Heroleandra profusa* Krassilov et Golovn. Хвойные отличаются довольно высоким разнообразием и включают представителей семейств сосновых (*Pinus*, *Picea*, *Cedrus lopatinii* Heer), таксодиевых (*Sequoia*), кипарисовых (*Cupressinocladus*) и виды неопределенного систематического положения (*Elatocladus smittiana* (Heer) Seward). Платановые, кроме доминирующих родов *Platanus* и *Sapindopsis*, представлены эндемичным видом *Araliopsoides kiensis* (Baik.) Golovn., а также *Protophyllum* sp. Кроме того, в кубаевском флористическом комплексе присутствуют роды *Trochodendroides*, *Menispermites*, *Liriodendropsis*, *Cissites*, *Kemia*, *Araliaephyllum*, *Magnoliaephyllum*, *Cathiaria*.

Касская флора происходит из двух местонахождений на рр. Кас и Кемь и приурочена к верхней части симоновской свиты. Доминантами этой флоры являются роды *Pseudoprotophyllum*, *Tasymia*, *Platanus* и *Taxodium*. Кроме платановых среди цветковых присутствуют виды родов *Trochodendroides*, *Araliaephyllum*, *Menispermites*, *Magnoliaephyllum*, *Cissites*, *Cinnamotophyllum*. Интересной находкой являются листья рода *Podozamites* sp., который исчезает в других меловых флорах в конце альба. По родовому составу касская флора очень близка к чулымской, но ее видовой состав сменился почти полностью.

Антибесская флора происходит из отложений нижней части сымской свиты, которые вскрыты в карьерах около станции Антибес рядом с г. Мариинском. Она включает около 30 видов (Алексеев, 2010). В ее составе преобладают цветковые, представленные родами *Paraprotophyllum*, *Trochodendroides*, *Nyssidium*, *Platanus*, *Araliaephyllum*, *Archaeampelos*, *Aristolochites*, *Camptodromites*, *Celastrophyllum*, *Chachlovia*, *Cissites*, *Dalembia*, *Disanthophyllum*, *Liriodendrites*, *Magnoliaephyllum*, *Menispermites*. Участие голосеменных ограничено тремя видами из семейств Ginkgoaceae, Taxodiaceae и Phyllocladaceae. Папоротники и печеночные мхи представлены небольшим количеством формальных родов и видов.

Сымский флористический комплекс происходит из верхней части сымской свиты на р. Сым. Изучение его систематического состава еще не закончено. Характерными элементами здесь являются

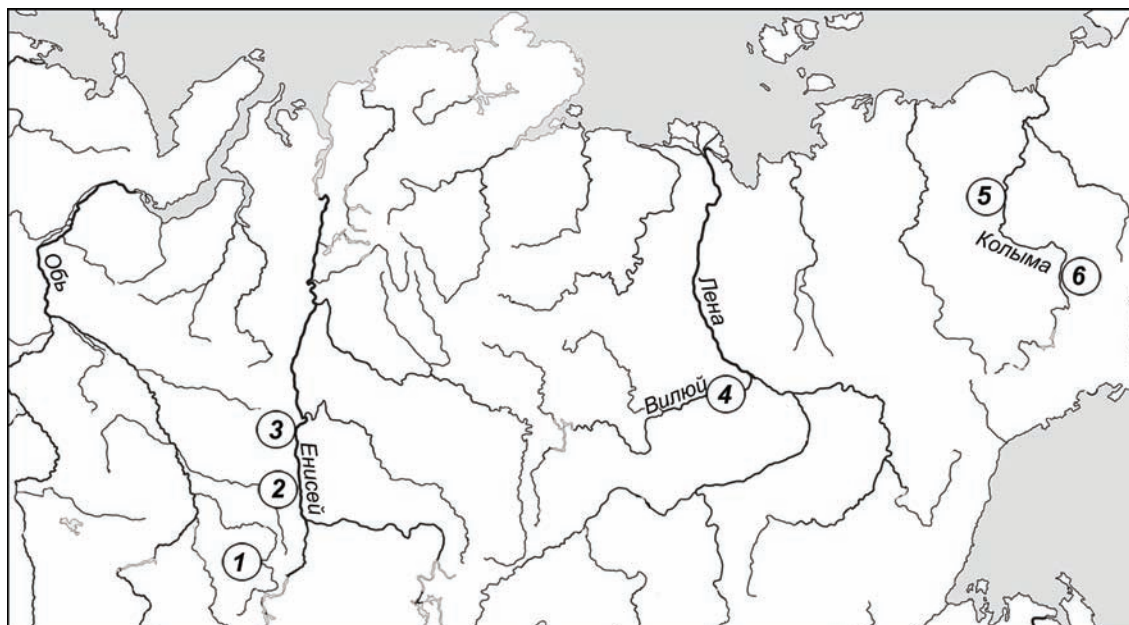


Рис. 1. Основные районы распространения видов рода *Trochodendroides* на территории Сибири: 1 – бассейны рр. Кия и Чулым; 2 – бассейн р. Кемь; 3 – бассейн р. Сым; 4 – Лено-Вилюйская впадина; 5 – бассейн р. Колымы, р. Зырянка; 6 – бассейн р. Колымы, междуречье Балыгычана и Сугоя

роды *Platanus*, *Trochodendroides*, *Ginkgo*, *Sequoia*, *Taxodium*, *Cupressinocladus*, а также *Cobbania corrugata* (Lesq.) Stockey, Rothwell et Johnson.

#### Лено-Вилюйская впадина

Лено-Вилюйская впадина расположена в Восточной Сибири в бассейне нижнего течения р. Вилюй и прилегающих районах бассейна р. Лены (рис. 1). Современная схема расчленения мезозойских отложений Лено-Вилюйской впадины создана на основе представлений В. А. Вахрамеева и Ю. М. Пущаровского (Вахрамеев, Пущаровский, 1952, 1954; Вахрамеев, 1958). В дальнейшем В. В. Забалуев уточнил стратиграфическую схему Вахрамеева с учетом материалов бурения и изучения многочисленных разрезов по рекам Вилюй, Лена, Тюнги и Линде (Забалуев, 1960; Забалуев и др., 1976).

На территории Восточной Сибири первые покрытосеменные растения появляются в хатырыкской флоре, которая происходит из отложений хатырыкской свиты и датируется ранним – средним альбом (Киричкова, Буданцев, 1967; Киричкова, 1985). В этой флоре преобладают папоротники, цикадофиты, гинкговые, чекановские и хвойные. Цветковые немногочисленны как по количеству видов, так и по встречаемости. Они представлены мелкими листьями *Trochodendroides potomacensis* (Ward) Bell и *Morophyllum denticulatum* Budants. et Kiritchk., а также плодами *Kemia rostrata* Ananjev. В местонахождениях с присутствием цветковых растений наиболее часто встречаются папоротники и таксодиевые: *Coniopteridium sibiricum* Kiritchk. et Pavlow, «*Dennstaedtia*» *orientalis* Kiritchk., *Birisia vachrameevii* (Kiritchk.) Kiritchk., *Adiantopteris lepiskensis* Kiritchk., *Coniopteris nympharum* (Heer) Vachr., *Asplenium dicksonianum* Heer, *A. rigidum* Vassil., *Anemia* sp., *Cyparissidium gracile* (Heer) Heer, *Parataxodium* sp. (Киричкова, 1985; Головнёва, 2005).

Верхнемеловые отложения Лено-Вилюйской впадины подразделяются на тимердяхскую и линденскую свиты, которые распространены в бассейнах рек Вилюй, Линде, Леписке и Лена. Остатки ископаемых растений происходят только из отложений тимердяхской свиты. Их изучением занимались И. Н. Свешникова (1967) и Л. Ю. Буданцев (1968, 1979, 1983). Нами растительные остатки из тимердяхской свиты разделены на два флористических комплекса: босхинский сеноманского возраста из нижней части тимердяхской свиты и вилюйский турон-коньякского возраста из верхней части этой свиты (Головнёва, 2005).

По видовому составу и соотношению систематических групп босхинская флора значительно отличается от предшествующей хатырыкской флоры. В ней исчезают цикадофиты, чекановские

(*Czekanowskia*, *Phoenicopsis*), древние гинкговые (*Sphenobaiera*) и хвойные (*Podozamites*), а многие роды папоротников теряют свою доминирующую роль. В босхинской флоре начинают господствовать хвойные (таксодиевые и в меньшей степени сосновые и кипарисовые) и покрытосеменные. Покрытосеменные представлены преимущественно крупнолистными формами. В босхинском комплексе они преобладают по числу видов, хотя в местонахождениях обилие их остатков невелико. Многие виды представлены единичными или немногочисленными отпечатками. Наиболее часто встречаются *Menispermites sibirica* (Heer) Golovn., *Liriodendropsis simplex* (Newb.) Newb., *Trochodendroides* spp., *Cathiaria tyensis* (Ananjev) Golovn. et Oskolski.

Вилуйский флористический комплекс включает около 80 видов мхов, папоротников, гинкговых, хвойных и цветковых растений. Среди хвойных преобладает *Sequoia minuta* Sveshn., реже встречаются *Metasequoia paradoxa* Sveshn. и *Taxodium pseudotinajorum* Sveshn. Доминирующими группами цветковых являются платановые из родов *Arthollia*, *Araliopsoides*, *Paraprotophyllum*, *Platanus* и *Pseudoprotophyllum* и представители рода *Trochodendroides*. Кроме того, для вилуйской флоры характерны роды *Araliaephyllum*, *Magnoliaephyllum*, *Cissites*, *Celastrophyllum*, *Dalembia*, *Hollickia*, *Nordenskioldia*, *Quereuxia*.

### Бассейн р. Колымы

В бассейне р. Колымы находки рода *Trochodendroides* приурочены к Зырянскому угленосному району, который находится в бассейнах рек Зырянки, Силяпа и Ожогойной. Разработкой стратиграфии этих отложений занимался в основном Г. Г. Попов (1962). Нижнемеловые угленосные отложения он объединил в зырянскую серию, которая подразделяется на три свиты: ожогиинскую, силяпскую и буоркемюсскую. Эти отложения содержат многочисленные растительные остатки, которые изучены В. А. Самылиной (1960, 1964, 1967). Первые цветковые, и в их числе представители рода *Trochodendroides*, появляются в буоркемюсской флоре, возраст которой оценивается как ранний альб (Самылина, 1988). Близкой по составу к буоркемюсской является флора из верхней части омсукчанской и топтанской свит, которые распространены в междуречье Балыгычана и Сугоя (Самылина, 1976). Из этих отложений происходят остатки соплодий *Nyssidium filatovii* (Samyl.) Golovn., comb. nov. В буоркемюсской флоре преобладают папоротники, гинкговые, цикадофиты, чекановские и хвойные. Наиболее характерными видами являются *Osmunda cretacea* Samyl., *O. denticulata* Samyl., *Arctopteris kolymensis* Samyl., *A. rarineris* Samyl., *Onychiopsis psilotoides* (Stokes et Webb) Ward, *Coniopteris onychioides* Vassilevsk. et Kara-Murza, *Coniopteris bicranata* Samyl., *Asplenium dicksonianum* Heer, *A. rigidum* Vassilevsk., *Acrostichopteris* sp., *Nilssonia magnifolia* Samyl., *N. comtula* Heer, *Nilssoniopteris prynadae* Samyl., *Anomozamites* sp., *Ginkgo pluripartita* (Schimp.) Heer, *G. paradiantoides* Samyl., *Sphenobaiera biloba* Pryn., *S. flabellata* Vassilevsk., *Phoenicopsis magnum* Samyl., *Pagiophyllum triangulare* Pryn., *Podozamites* spp., *Schizolepis cretaceus* Samyl., *Sciadopitys* sp., *Pityophyllum* sp., *Cyparissidium gracile* (Heer) Heer, *Parataxodium* sp., *Sequoia* sp. Покрытосеменные растения встречаются редко и представлены в основном мелколистными формами.

## МАТЕРИАЛ

Коллекции ископаемых растений хранятся в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова (БИН) в Санкт-Петербурге и в Томском государственном университете (ТГУ). Более подробная информация о коллекциях представлена в таблице 1.

Таблица 1  
Список коллекций ископаемых растений из меловых отложений Сибири

Номер коллекции	Местонахождения и свиты	Коллекторы	Годы сборов	Число образцов
ТГУ № 17	Чулымо-Енисейская впадина, Антибес, р. Кемь, симоновская и сымская свиты	А. Р. Ананьев	—	26
БИН № 508	Северо-Восток, р. Зырянка, буоркемюсская свита	В. А. Самылина, Г. Г. Попов	1957	1000

БИН № 510	Северо-Восток, междуречье Балыгычана и Сугоя, омсукчанская свита	С. И. Филатов	1961–1963	281
БИН № 511	— II —	Л. В. Иевлев	1962, 1963	135
БИН № 518	— II —	В. А. Самылина, С. И. Филатов	1965	126
БИН № 522	— II —	И. М. Сперанская	1951	59
БИН № 1181	Лено-Виллюйская впадина, хатырыкская, и тимердякская свиты	Л. Ю. Буданцев, А. И. Киричкова, В. В. Забалуев	1958–1964	1250
БИН № 1195	Чулымо-Енисейская впадина, р. Кия, Кубаево, симоновская свита	Л. Б. Головнёва, П. И. Алексеев, С. В. Щепетов, Е. Л. Котина, А. А. Оскольский	1995, 2001, 2008, 2009	75
БИН № 1196	Лено-Виллюйская впадина, хатырыкская и тимердякская свиты	Л. Б. Головнёва, А. А. Оскольский	1993, 1994, 2002	1800
БИН № 1198	Чулымо-Енисейская впадина, рр. Кемь, Чулым, симоновская свита	Л. Б. Головнёва, Е. Л. Котина, А. А. Оскольский	1995, 2001	80
БИН № 1531	Чулымо-Енисейская впадина, р. Кемь, симоновская свита	П. И. Дорофеев	—	280
БИН № 1546	Чулымо-Енисейская впадина, Антибес, сымская свита	Л. Б. Головнёва, П. И. Алексеев, С. В. Щепетов, Е. Л. Котина, А. А. Оскольский	2005, 2007–2009	1200

Эпидермальное строение листьев изучалось при помощи сканирующего электронного микроскопа JSM-6390 LA. Фитолеймы мацерировались в смеси Шульце по стандартной методике.

#### СИСТЕМАТИКА, МОРФОЛОГИЯ И ЭПИДЕРМАЛЬНОЕ СТРОЕНИЕ ЛИСТЬЕВ РОДА *TROCHODENDROIDES* ИЗ МЕЛОВЫХ ОТЛОЖЕНИЙ СИБИРИ

Как это ни странно, но типовой вид рода *Trochodendroides* — *T. rhomboidea* (Lesq.) Berry из сеноманской флоры формации Дакота практически не учитывается в различных концепциях, касающихся систематики троходендрофиллов. Несмотря на значительную роль, которую виды рода *Trochodendroides* играют в меловых и палеогеновых флорах, материал по типовому виду никогда не пересматривался на современном уровне.

В работе Л. Лекере (Lesquereux, 1874), где был описан вид *Phyllites rhomboideus* Lesq., который является базионимом для *Trochodendroides rhomboidea*, приведен лишь один рисунок. Единственная фотография этого вида была опубликована И. А. Ильинской (1974в). Недавно несколько дополнительных экземпляров *T. rhomboidea* были изображены в работе Х. Ванга и Д. Дильчера (Wang, Dilcher, 2009). Там же было дано расширенное описание этого вида. Типовой вид *T. rhomboidea* характеризуется следующими морфологическими особенностями: листья слабо асимметричные, широкояйцевидные, с острой верхушкой и усеченным или ширококлиновидным низбегающим основанием; край в нижней части пластинки цельный, в верхней зубчатый; зубцы железистые, треугольные, разнообразны по форме: с выпуклыми или вогнутыми сторонами, закругленной или оттянутой верхушкой, закругленными или острыми синусами; жилкование пальчатое, базальные жилки в числе 3–5 расходятся от основания листа; внутренние базальные дуговидно сходятся к средней жилке вблизи верхушки листа, где обычно сливаются с нижней парой вторичных жилок, отходящих от средней; ответвления от внутренних базальных и внешних базальных жилок образуют дуговидные анастомозы; пространство между ними и краем листа заполнено рядом мелких и крупных петель, от внешнего края которых отходят мелкие жилки, заканчивающиеся в зубчиках; жилкование четвертого порядка сетчатое, нерегулярное; конечные ареолы довольно крупные с ветвящимися дендритами внутри.

Кроме *T. rhomboidea* из сеноманской флоры Дакота был описан *T. elliptica* Dilcher et Wang, который отличается от типового вида эллиптической формой листа и более крупными зубчиками с оттянутой верхушкой (Wang, Dilcher, 2006). В работах Л. Лекеере (Lesquereux, 1874, 1878) под разными названиями изображены еще несколько типов троходендрофиллов, которые пока остаются неизученными.

Листья троходендрофиллов из меловых отложений Сибири по строению жилкования и края соответствуют характеристике типового вида рода *Trochodendroides*. Однако по форме листовых пластинок они значительно более разнообразны. Среди них, помимо яйцевидных, много эллиптических и ланцетных листьев. Такие находки часто относят к другим родам, в частности к *Paliurus*, *Zizyphus* или *Macclintokia*, листья которых имеют сходное пальчатое брохидодромное жилкование (Ананьев, 1948; Лебедев, 1962; Буданцев, 1968; Буданцев, Мохов, 1986; Шилин, 1986; Герман, Лебедев, 1991).

Листья рода *Macclintokia* отличаются от листьев рода *Trochodendroides* характером первичного и третичного жилкования. Базальные жилки у *Macclintokia* расходятся от утолщенного узла в основании пластинки, а у *Trochodendroides* они отходят от черешка без утолщения и иногда на разной высоте. Третичное жилкование *Macclintokia* представлено мелкой, отчетливой сеточкой, а у *Trochodendroides* оно лестнично-сетчатое. По нашему мнению, достоверные находки рода *Macclintokia* отсутствуют в меловых отложениях (Буданцев, 1990; Буданцев, Головнёва, 2009).

Что касается родов *Paliurus* и *Zizyphus* из семейства Rhamnaceae, то их листья по морфологии практически неотличимы от листьев *Trochodendroides* с удлиненными листовыми пластинками. Однако никаких генеративных органов, подтверждающих присутствие этих родов в мелу, пока не найдено, как и других современных родов, сходных с родом *Trochodendroides* по морфологии: *Cocculus*, *Tetracentron*, *Cercidiphyllum*, *Grewia*. Листья троходендрофиллов из меловых отложений Сибири устойчиво ассоциируются с плодами *Nyssidium*. Поэтому все находки троходендрофиллов из меловых отложений Сибири, соответствующие диагнозу рода *Trochodendroides*, мы относим к этому таксону, пока не доказана их принадлежность к другому роду. Наиболее древние находки рода *Nyssidium* (*N. filatovii* (Samyl.) Golovn., comb. nov.) обнаружены в отложениях омсукчанской и топтанской свит верховьев р. Колымы, которые датируются ранним — средним альбом. Оттуда описаны как отдельные плоды, так и соплодия в виде осей со спирально расположенными плодами. Эти плоды представляют собой листовки с характерной продольной ребристостью наружной поверхности, небольшой ножкой и оттянутым острым изогнутым носиком (табл. XIX, фиг. 7–9). К этому возрастному уровню приурочены и первые находки рода *Trochodendroides*, представленные видом *Trochodendroides potomacensis* (Ward) Bell. Плоды из более молодых отложений с более коротким носиком относятся к виду *Nyssidium arcticum* (Heer) Iljinsk.

Кроме плодов *Nyssidium* в отложениях тимердыхской свиты найдены мужские генеративные органы, ассоциирующиеся с родом *Trochodendroides*, которые были описаны под названием *Alasia* (Головнёва, 2006). Они представляют собой кистевидные соцветия, состоящие из брактеей и сидящих в их пазухах тычиночных цветков (табл. XIX, фиг. 1–5). Данные соцветия по общему плану строения имеют сходство с мужскими соцветиями рода *Cercidiphyllum* (Crane, Stockey, 1985; Головнёва, 2006).

В турон-коньякских отложениях тимердыхской свиты и в туронских отложениях о. Новая Сибирь известны единичные находки плодов *Nordenskioldia*. Однако никаких морфотипов, сходных с родом *Zizyphoides*, среди меловых троходендрофиллов пока выявить не удалось.

Листья *T. potomacensis* из хатырыкской свиты были описаны в составе отдельного рода *Protrochodendroides* (как *Prototrochodendroides jacutica* Budants. et Kiritchk.; Киричкова, Слостёнов, 1966), который первоначально рассматривался как предковая форма для рода *Trochodendroides*. Но в дальнейшем его стали относить к порядку Ranunculales (Ильинская, 1974а; Красилов, 1989). Анализ всей совокупности листьев *T. potomacensis* из альбских флор Лено-Вилуйской впадины, Северо-Востока России и Северной Америки показал, что особенности жилкования и строения края у этих листьев ничем принципиально не отличаются от таковых у рода *Trochodendroides*. Поэтому мы включаем этот вид в состав рода *Trochodendroides* и рассматриваем название *Prototrochodendroides* как синоним названия *Trochodendroides*.

Еще одна попытка выделить древние находки *Trochodendroides* в отдельный предковый таксон была предпринята Е. Л. Лебедевым (Lebedev, 1995). Из верхнеальбских отложений Ульинской впадины был описан род *Paratrochodendroides*. В качестве отличия от рода *Trochodendroides* Лебедев указал такие признаки, как сердцевидную форму основания и окончание некоторых вторичных жилок в зубцах. Оба эти признака встречаются и у рода *Trochodendroides*. Поэтому мы переводим типовой вид

этого рода в род *Trochodendroides* (*Trochodendroides gromovii* (E. Lebed.) Golovn., comb. nov., основанная на *Paratrochodendroides gromovii* E. Lebed., Lebedev E. L. New late Albian angiosperms from the Okhotsk-Chukotka volcanogenic belt, Paleontol. Jour., 1995, Vol. 29, № 1A, p. 79, pl. 1, fig. 1–5).

Особенностью представителей рода *Trochodendroides* из меловых отложений Сибири является довольно большое количество удлинённых морфотипов, в то время как для третичных видов более характерны округлая или яйцевидная форма. Однако мы не считаем возможным относить подобные морфотипы к другим таксонам. Во-первых, ланцетно-яйцевидная форма листовых пластинок встречается и у третичных видов. Иногда она может преобладать у некоторых видов, например, у *T. sachalinensis* (Krysht.) Krysht., но чаще встречается как крайний член морфологических рядов, характерный для мелких листьев, растущих на концах побегов. Подобные узкие листья встречаются и у видов современного рода *Cercidiphyllum*, хотя в целом для этого рода характерны округлые или яйцевидные морфотипы. Во-вторых, среди листьев меловых видов рода *Trochodendroides* имеется вся гамма переходов от широких округлых, яйцевидных или обратнояйцевидных форм до эллиптических, ланцетных или ланцетно-яйцевидных. Эти переходы наблюдаются как внутри отдельных видов, так и между видами. Поэтому никаких реальных критериев для отделения широких листьев от узких в таксономическом плане не существует.

Однако для более уверенного отнесения листьев разнообразных троходендрофиллов к роду *Trochodendroides* нами были предприняты дополнительные эпидермально-кутикулярные исследования их остатков. Для сравнения было изучено строение эпидермы современных представителей родов *Paliurus*, *Zizyphus*, *Cercidiphyllum* и *Trochodendron*.

Кутикула листьев *Trochodendroides* довольно тонкая и плохо сохраняется в ископаемом состоянии. С большинства образцов получают только небольшие фрагменты кутикулы без ясных диагностических признаков. Поэтому строение эпидермы удалось изучить только для двух видов: *T. heterophylla* (Budants.) Golovn., comb. nov. из тимердахской свиты Лено-Вилуйской впадины и *T. ananjevii* Golovn., nom. nov. из симоновской свиты Чулымо-Енисейской впадины. У обоих видов листья сохранились в виде инкрустаций, то есть представляют собой результат минерализации внутреннего содержимого листа без кутикулы (Красилов, Макулбеков, 1996). На поверхности таких инкрустаций сохраняется отпечаток кутикулы с внутренней стороны, позволяющий изучить строение эпидермы.

Листья у видов рода *Trochodendroides* гипостоматные. Верхняя эпидерма состоит из полигональных клеток неправильной формы, изодиаметрических или немного вытянутых, с прямыми или немного изогнутыми антиклинальными стенками. В центре каждой клетки находится небольшая куполовидная папилла около 5–8 мкм в диаметре (табл. XV, фиг. 2, 4) или же вся периклиальная поверхность клетки выпуклая, с неправильной формы вздутием. Форма основных клеток нижней эпидермы варьирует от ортогональной до неправильной или неправильно-лопастной. Антиклинальные стенки прямые или волнистые. Периклиальные стенки в различной степени выпуклые, папиллозные. Размеры основных клеток 20–40 мкм длины и 10–30 мкм ширины. Устьица аномоцитные, широкоовальные, с короткой устьичной щелью (табл. XIII, фиг. 1, 3, 5, 7).

Эпидерма изученных видов рода *Trochodendroides* имеет наибольшее сходство с эпидермой рода *Cercidiphyllum* (табл. XIII, фиг. 2, 4, 6, 8; табл. XV, фиг. 1, 3, 5–8). Для обоих этих родов характерны такие общие признаки, как аномоцитные широкоовальные устьица с короткой устьичной щелью и папиллозные основные клетки эпидермы, форма которых варьирует от ортогональной до неправильно-лопастной. Папиллозность у обоих родов может варьировать от широких и низких папилл в центре периклиальной стенки каждой клетки до пузеривидных выпячиваний всей периклиальной стенки.

У родов *Paliurus*, *Trochodendron* и *Zizyphus* верхняя эпидерма гладкая и не имеет каких-либо трихонных образований или специфического рельефа (табл. XVI, фиг. 1, 2, 5, 6). Среди родов *Paliurus*, *Trochodendron* и *Zizyphus* папиллоподобные образования на нижней кутикуле имеются только у *Trochodendron* (табл. XVI, фиг. 3, 4), но они отличаются значительным утолщением периклиальных стенок. Устьица у всех этих родов аномоцитные, но по форме замыкающих клеток и апертуры устьица на листьях *Trochodendroides* имеют наибольшее сходство с устьицами *Cercidiphyllum*. Нужно отметить, что эпидермальное строение было изучено у видов *Trochodendroides* с удлинёнными листовыми пластинками, которые первоначально были описаны в составе родов *Zizyphus* и *Macclintockia*.

Сходство в строении эпидермы родов *Trochodendroides* и *Cercidiphyllum* свидетельствует о родственных отношениях этих родов. Это согласуется с полученными ранее выводами о сходстве генеративных структур, ассоциирующихся с листьями *Trochodendroides* (*Nyssidium* и *Alasia*), с аналогичными структурами рода *Cercidiphyllum* (Crane, 1984; Crane, Stockey, 1985; Головнёва, 2006) и

подтверждает, что среди современных таксонов род *Trochodendroides* наиболее тесно был связан с семейством *Cercidiphyllaceae*.

Как и третичные, меловые представители рода *Trochodendroides* характеризуются высоким внутривидовым полиморфизмом и сходными перекрывающимися морфологическими рядами изменчивости у разных видов. Поэтому видовая диагностика этого рода всегда вызывала трудности и проблемы. Наш опыт в изучении различных видов как из меловых, так и из третичных отложений, показал, что жилкование практически у всех видов очень сходное и обычно особенности в строении жилкования не могут быть критерием для разграничения видов. Исключением является такой признак, как количество и степень развития вторичных жилок, отходящих от средней жилки выше ее слияния с внутренними базальными жилками. При значительном развитии таких жилок некоторые из них могут заканчиваться краспедодромно, как, например, у *T. richardsonii* (Heer) Krysh. или *T. bidentata* Vassilevsk. et Golovn. из маастрихт-датских отложений арктических районов (Головнёва, 1994). Важным признаком может быть форма арены (пространство между внутренними базальными до их слияния со средней жилкой). Она может быть по форме от эллиптической до треугольной или обратно-яйцевидной.

Форма листа, основания и верхушки могут меняться очень значительно у одного вида. Тем не менее каждый вид характеризуется вполне определенным спектром морфологических форм с хорошо выраженными экстремумами встречаемости тех или иных морфотипов. Поэтому характеристикой вида должен служить именно спектр форм листовой пластинки. У разных видов эти спектры могут значительно перекрываться, тем не менее форма листовой пластинки остается важным признаком при диагностике видов.

Наиболее важными признаками при разграничении видов рода *Trochodendroides*, по нашему мнению, служат форма и размеры зубцов, а также характер их распределения. Форма зубцов очень постоянна внутри вида, и в то же время этот признак характеризуется очень большим разнообразием в пределах рода. Край у различных видов может быть цельным, городчатым, мелко- и крупнозубчатым, дваждыгородчатым и дваждызубчатым, а также с разной формой синусов между зубцами — от острых до закругленных. У рода *Cercidiphyllum* строение края более однообразно. Край листьев у видов этого рода может быть цельным, городчатым или мелкозубчатым. Более разнообразные варианты строения края наблюдаются у представителей порядка *Trochodendrales* в целом.

Таким образом, диагностическими признаками видов рода *Trochodendroides* являются форма и размеры зубцов, спектр форм листовой пластинки и иногда особенности жилкования и размеры листьев.

Далее приведены описания видов рода из меловых отложений Сибири. Сначала описываются виды из ранне-среднеальбских отложений Колымы, затем виды Лено-Вилуйской впадины, от наиболее древних к наиболее молодым, затем виды Чулымо-Енисейской впадины в том же порядке.

Отдел MAGNOLIOPHYTA  
Класс MAGNOLIOPSIDA  
Порядок CERCIDIPHYLLALES  
Род TROCHODENDROIDES Berry, 1922  
***Trochodendroides potomacensis*** (Ward) Bell  
Табл. I, фиг. 1–3; рис. 2

***Trochodendroides potomacensis*** (Ward) Bell, 1956, p. 127, pl. 121, fig. 2, pl. 124, fig. 2.

***Populus potomacense*** Ward, 1895, p. 356, pl. 4, fig. 1–3. — Berry, 1911, p. 458, pl. 81, fig. 1.

***Cercidiphyllum potomacense*** (Ward) Vachr., Вахрамеев, 1952, с. 110, p. quoad nomen. — Самылина, 1960, с. 337, табл. 1, фиг. 11, 12.

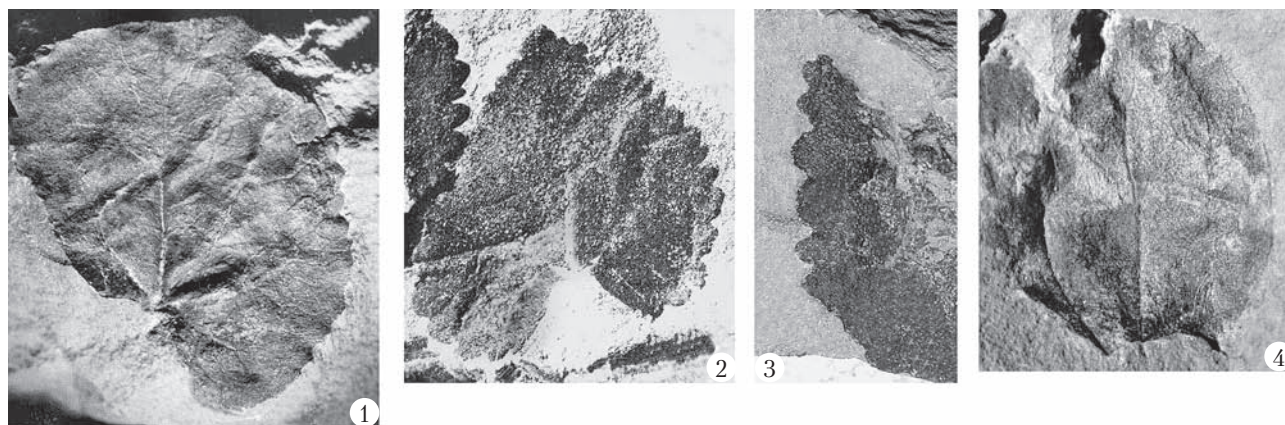
***Tetracentron potomacense*** (Ward) Pjinsk., Ильинская, 1974б, с. 114, табл. 45, фиг. 11–12, табл. 46, фиг. 3, 4, рис. 71.

***Populus auriculata*** Ward, 1895, p. 356, pl. 4, fig. 4.

***Populophyllum menispermoides*** Ward, 1905, p. 498, p. r. quoad pl. 110, fig. 2, 4, non fig. 3.

***Prototrochodendroides jacutica*** Budants. et Kiritchk., Киричкова, Слостёнов, 1966, с. 165, табл. 5, фиг. 19–23. — Ильинская, 1974а, с. 107, табл. 43, фиг. 4–9, рис. 64, фиг. 1–3.

**Лектотип.** Колл. USNM, экз. 5387, США, Вирджиния, Mount Vernon, формация Патапско группы Потомак, альб; Ward, 1895, pl. 4, fig. 3; Ильинская, 1974б, рис. 71, фиг. 3, рис. 2а.



Фиг. 1–3 — *Trochodendroides potamacensis* (Ward) Bell, бассейны р. Колымы, р. Зырянка, буоркемюсская свита, ранний альб (1) и Лено-Виллюйская впадина, р. Леписке, верхняя часть хатырыкской свиты, ранний — средний альб (2, 3): 1 — экз. БИН 508/770, х 2,5; 2 — экз. ВНИГРИ 1106/1, х 3; 3 — экз. БИН 1196/1655, строение края, х 2.

Фиг. 4 — *Trochodendroides buorensis* Golovn., бассейн р. Колымы, р. Зырянка, буоркемюсская свита, ранний — средний альб, экз. БИН 508765, голотип, х 4.

**Описание.** Листья яйцевидно-округлые, с сердцевидным основанием и коротко-заостренной верхушкой, 1–2,5 см длины, 0,8–2 см ширины. Край городчато-зубчатый. Зубцы мелкие, частые, около 1 мм высоты, в верхней части листа закругленные или шлемовидные, с широкотреугольными синусами, в нижней — более мелкие, широкотреугольные или городчатые, с более широкими закругленными синусами. Жилкование пальчатое, брохидодромное, 5-нервное. Внутренние базальные жилки отходят от центральной под углом около  $45^\circ$  и поднимаются, плавно изгибаясь, примерно до  $\frac{2}{3}$  листа, где соединяются с вторичными ответвлениями центральной жилки. Внешние базальные более тонкие и короткие, дуговидно изогнутые, отходят от центральной жилки под углом, близким к  $90^\circ$ . Выше базальных в верхней части листа от центральной жилки отходят две-три пары вторичных жилок, которые соединяются друг с другом петлями. От наружных и внутренних базальных жилок отходит по четыре-пять базископических ответвлений, которые соединяются друг с другом, образуя ряд продольно вытянутых ячеек. От них к внешнему краю отходят еще один-два ряда более мелких округло-угловатых ячеек. От внешнего края петель к краю отходят тонкие короткие жилки, оканчивающиеся в зубцах. Третичное жилкование полигонально-сетчатое.

**Сравнение и замечания.** Листья этого вида характеризуются жилкованием, типичным для рода *Trochodendroides*. Некоторые авторы перемещали этот вид в другие роды со сходным строением жил-

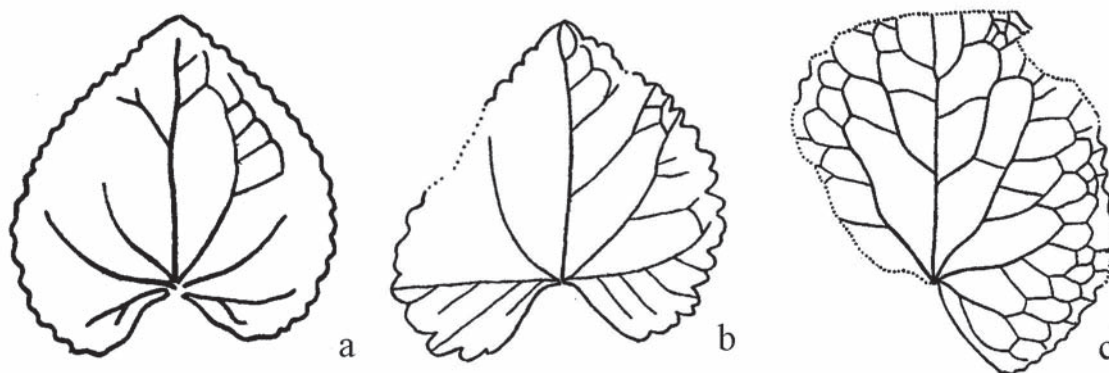


Рис. 2. *Trochodendroides potamacensis* (Ward) Bell: а — экз. USNM 5387, лектотип, х 1,5, США, Mount Vernon, формация Патапско; б — экз. БИН (ВНИГРИ) 1106/1, х 3,5, Лено-Виллюйский бассейн, р. Леписке, хатырыкская свита; в — экз. БИН 508/770-1, х 2,5, бассейн р. Колымы, р. Зырянка, буоркемюсская свита (по: Ильинская, 1974а, с изменениями).

кования, такие как *Cercidiphyllum* (Самылина, 1960) или *Tetracentron* (Ильинская, 1974б). Но существование этих современных родов в альбе пока не подтверждается находками их генеративных органов. А. И. Киричковой и Л. Ю. Буданцевым (Киричкова, Слостёнов, 1966) для листьев *Trochodendroides potomacensis* из хатырыкской свиты было предложено новое родовое название *Prototrochodendroides*. Основными отличиями этого рода от рода *Trochodendroides* авторы считали мелкие размеры листьев и сердцевидную форму основания. Однако подобные морфотипы довольно широко представлены в роде *Trochodendroides*, как у меловых, так и у палеогеновых видов.

**Материал и местонахождения.** Лено-Виллойская впадина, хатырыкская свита, ранний-средний альб: колл. БИН № 1196, р. Леписке, экз. 1652–1655; колл. БИН (ВНИГРИ) № 1106, р. Леписке, экз. 1, 2, 3. Бассейн р. Колымы, буоркемюсская свита, ранний-средний альб, колл. БИН № 508, р. Зырянка, экз. 761-1, 768, 769, 770-1, 2, 786.

**Распространение.** Северная Америка, формация Потапско и верхняя часть группы Блэрмор, ранний — средний альб. Лено-Виллойская впадина, хатырыкский флористический комплекс, ранний — средний альб. Бассейн р. Колымы, буоркемюсский флористический комплекс, ранний — средний альб.

### *Trochodendroides buorensis* Golovn., sp. nov.

Табл. 1, фиг. 4; рис. 3

*Zizyphoides* sp., Самылина, 1960, с. 343, табл. 1, фиг. 6.

**Название** — от первой части названия руч. Буор-кемюс.

**Голотип.** Колл. БИН № 508, экз. 765, бассейн р. Колымы, р. Зырянка, буоркемюсская свита, ранний альб. Табл. 1, фиг. 4; рис. 3.

**Holotype.** Coll. BIN № 508, spec. 765, the Kolyma River basin, Zyryanka River, the Buorkemus Formation, the early Albian. Pl. 1, fig. 4; Fig. 3.

**Diagnosis.** Leaves small, 1,5 cm in length and 1,2 cm in width, widely-elliptical, with rounded base and apex, margin entire in lower part of lamina and undulate in upper part.

**Описание.** Лист широкоэллиптический, 1,5 см длины и 1,2 см ширины, с закругленными верхушкой и основанием. Край в нижней части листа цельный, в верхней — волнистый. Жилкование тройчато-пальчатое. Боковые базальные жилки немного тоньше центральной, отходят от нее под углом около 40° и поднимаются, плавно изгибаясь, почти вертикально к верхушке листа, где соединяются с боковыми ответвлениями центральной жилки. С внешней стороны боковые базальные жилки несут до 10 ответвлений, отходящих под углом 60–70°, которые образуют 1 ряд крупных петель. От их внешнего края отходят 1–2 ряда более мелких петель и редкие ответвления, заканчивающиеся в вершинах пологих волнообразных зубцов. Центральная жилка несет 1–2 пары тонких коротких вторичных ответвления в верхней четверти листа. Третичное жилкование полигонально-сетчатое.

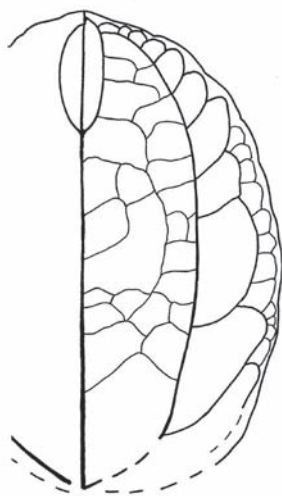
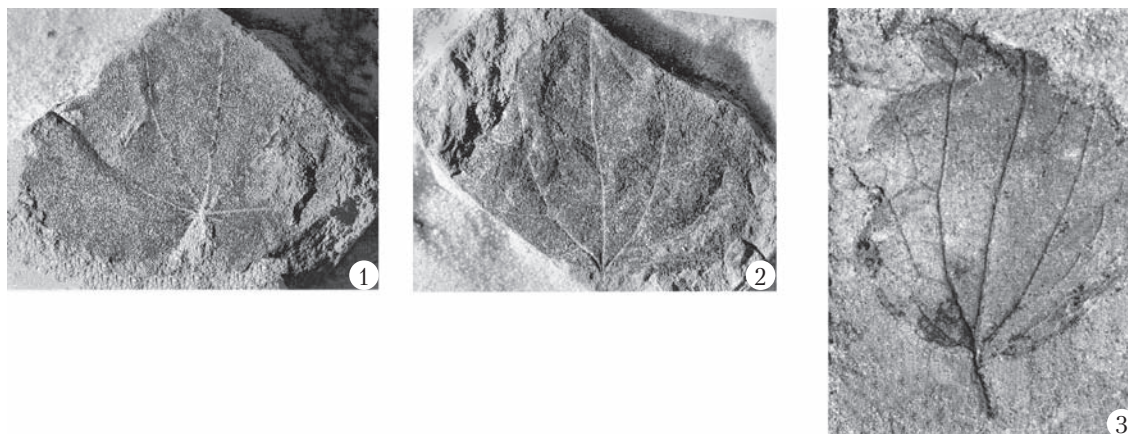


Рис. 3. *Trochodendroides buorensis* Golovn., sp. nov., экз. БИН 508/765, голотип, х 4,5, бассейн р. Колымы, р. Зырянка, буоркемюсская свита.

**Сравнение.** От листьев *Trochodendroides potomacensis*, также встречающихся в альбских отложениях, листья данного вида отличаются закругленным основанием, более редкими и пологими волнообразными зубцами, подъемом боковых базальных жилок почти к самой верхушке листа. Для *T. potomacensis* характерны более частые городчатые зубцы и развитые вторичные ответвления центральной жилки, которые начинают отходить от середины листа, а не у самой верхушки, как у *T. buorensis*.

Несколько мелколистных видов *Trochodendroides* было описано из верхнемеловых отложений Охотско-Чукотского вулканогенного пояса. *T. microphylla* Philipp. из чаунской флоры (коньяк) отличается яйцевидной формой листьев с усеченным или ширококлиновидным основанием и городчато-зубчатым краем (Филиппова, 1972). Листья *T. armanensis* Philipp. из арманской флоры (Филиппова, Абрамова, 1993) характеризуются сердцевидной формой основания, мелкозубчатым краем и от-



Фиг. 1, 2. *Trochodendroides* sp. 1, Лено-Виллюйская впадина, р. Тюнг, т. 6, нижняя часть тимердяхской свиты, сеноман: 1 — экз. БИН 1181/133; 2 — экз. БИН 1181/134.

Фиг. 3. *Trochodendroides* sp. 2, Лено-Виллюйская впадина, р. Линде, т. 1806, нижняя часть тимердяхской свиты, сеноман, экз. БИН 1181/196.

хождением внутренней пары базальных жилок от средней несколько выше основания листа, а не непосредственно из черешка.

Из ольской свиты были описаны мелкие (1–2 см) листья *Cercidiphyllum minutum* Samyl. (Самылина, 1988), которые отличаются от листьев *T. potomacensis* правильной широкоовальной, почти округлой формой, слабосердцевидным основанием и мелкогородчатый краем. Несколько большее сходство наблюдается с листьями из аркагалинской свиты, описанными как *Zizyphus varietas* Holl. (Самылина, 1988), благодаря овальной форме с закругленным основанием, но край у этого вида также мелкогородчатый.

**Материал и местонахождения.** Бассейн р. Колымы, буоркемюсская свита, ранний-средний альб: колл. БИН № 508, р. Зырянка, экз. 765.

**Распространение.** Бассейн р. Колымы, буоркемюсский флористический комплекс, ранний-средний альб.

### *Trochodendroides* sp. 1

Табл. II, фиг. 1, 2

**Описание.** Листья мелкие и средние, от 4 до 10 см длины, широкоовальной, округло-сердцевидной или поперечно-овальной формы с широкой, коротко заостренной верхушкой и ширококлиновидным, закругленным, усеченным или сердцевидным основанием. Край в основании цельный, в верхней части листа мелкогородчатый. Жилкование пальчатое, 3–5-нервное, состоит из центральной и 1–2 пар базальных жилок. Внутренние базальные жилки более мощные, отходят от центральной жилки под углом около 45° и, дуговидно изгибаясь, поднимаются к верхушке листа, где соединяются с центральной жилкой. Центральная жилка и внутренние базальные соединены редкими изогнутыми анастомозами. В верхней части внутренние базальные несут по 3–4 базископических ответвления, которые образуют серии петель, постепенно уменьшающихся к краю. Наружная пара базальных развита у крупных листьев с сердцевидным основанием, по толщине эти жилки сравнимы с вторичными жилками. Обычно они поднимаются не выше середины длины листа и несут серии петель с внешней стороны. Третичное жилкование полигонально-сетчатое.

**Сравнение и замечания.** Эти листья по морфологии и строению края имеют сходство с листьями *Trochodendroides arctica* (Heer) Berry. Значительное сходство наблюдается также с листьями *T. zizyphoides* Budants. из верхней части тимердяхской свиты, хотя для последнего вида не характерно сердцевидное основание. Не очень хорошая сохранность и небольшое количество найденных экземпляров не позволяют сделать детального сравнения данных листьев с листьями других видов.

**Материал и местонахождения.** Лено-Виллюйская впадина, нижняя часть тимердяхской свиты, сеноман: колл. БИН № 1181, р. Леписке, экз. 154–158; р. Линде, экз. 190, экз. 204, 205, экз. 195, 196, 201a; р. Тюнг, экз. 133–136.

**Распространение.** Лено-Вилюйская впадина, босхинский флористический комплекс, сеноман.

### **Trochodendroides** sp. 2

Табл. II, фиг. 3

**Описание.** Листья овальные, 3–6 см длины и 1,5–3,5 см ширины, с закругленным или ширококлиновидным основанием и закругленной или короткозаостренной верхушкой. Край в нижней части пластинки цельный, в верхней мелкозубчатый. Жилкование пальчатое, брохидодромное. От основания отходит средняя и две базальные жилки, которые поднимаются в верхнюю часть листа, где дуговидно соединяются со средней. Кроме этого, от основания отходят более тонкие жилки, которые петлевидно соединяются с базальными, образуя выше серию мелких петель, которые идут вдоль края. Третичное жилкование лестнично-сетчатое, очень тонкое.

**Сравнение и замечания.** По морфологии и тонкой текстуре эти листья имеют сходство с листьями *Trochodendroides kemensis* (Ананьев) Golovn., comb. nov. из нижней части симоновской свиты Западной Сибири. Однако недостаточно хорошая сохранность края не позволяет с уверенностью отнести их к этому виду. От листьев *Trochodendroides* sp. 1 из нижней части тимердяхской свиты листья *Trochodendroides* sp. 2 отличаются более узкой, вытянутой формой листа и отсутствием второй пары базальных жилок.

**Материал и местонахождения.** Лено-Вилюйская впадина, нижняя часть тимердяхской свиты, сеноман: колл. БИН № 1181, р. Линде, экз. 196; р. Леписке, экз. 154–157.

**Распространение.** Лено-Вилюйская впадина, босхинский флористический комплекс, сеноман.

### **Trochodendroides zizyphoides** Budants.

Табл. III, фиг. 1–8, табл. IV, фиг. 1–15, табл. V, фиг. 1–9

*Trochodendroides zizyphoides* Budants., Буданцев 1968, с. 12, табл. 2, фиг. 9.

*T. populifolia* Budants., Буданцев 1968, с. 13, табл. 3, фиг. 1.

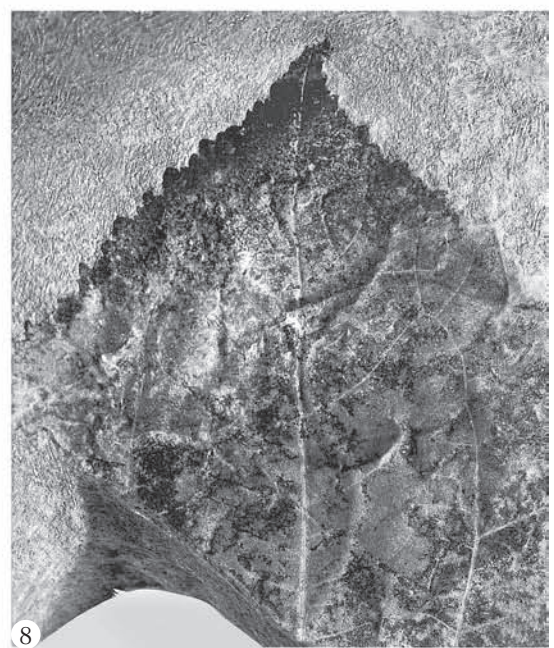
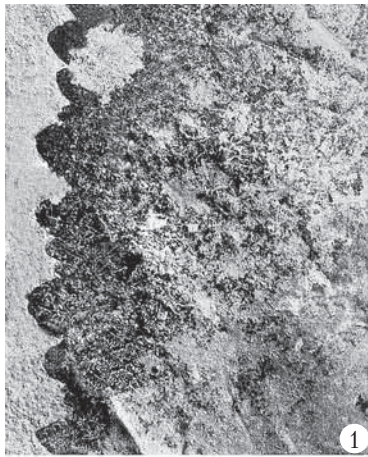
**Голотип.** Колл. БИН № 1181, экз. 27, Лено-Вилюйская впадина, р. Вилюй, урочище Моксого-лох, верхняя часть тимердяхской свиты, турон-коньяк; Буданцев 1968, табл. 2, фиг. 9. Табл. V, фиг. 7.

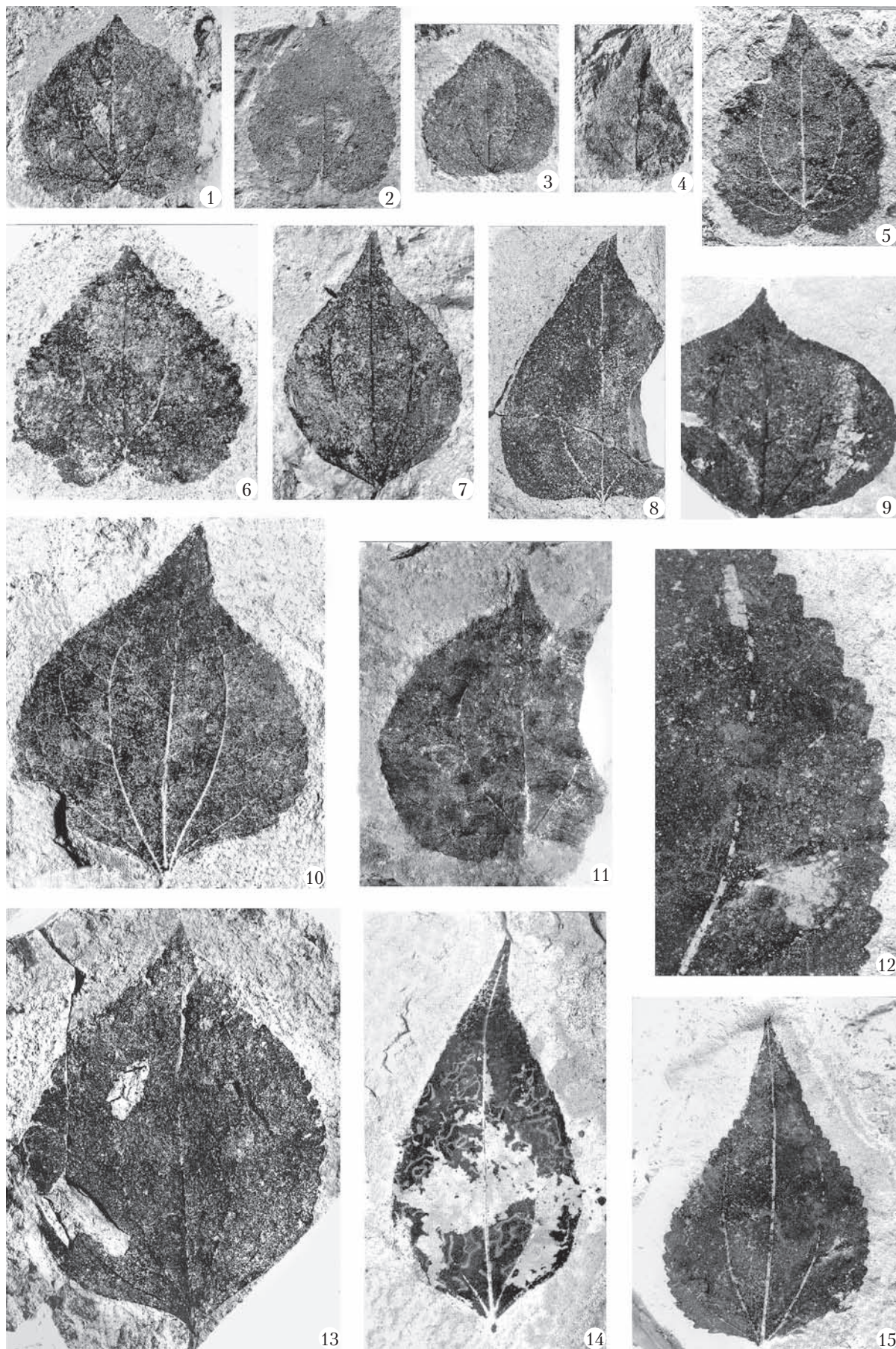
**Diagnosis emended.** Leaves ovate, orbicular-ovate or elliptical-ovate, with rounded, widely cuneate or cordate base and acute attenuate apex; margin crenulate-serrate; teeth unequally developed, varying in size from 1 up to 3,5 mm in length, triangular with rounded apex and acute sinuses.

**Описание.** Листья очень разнообразны по форме: от эллиптических до округлых, обычно яйцевидные, реже обратнойцевидные, от 1,5 до 14 см длиной и от 1 до 10 см шириной. Верхушка обычно суженная, оттянутая, с длинным острым кончиком, реже короткозаостренная или тупая, закругленная. Основание чаще всего ширококлиновидное, иногда узкоклиновидное, усеченное или сердцевидное. Край городчато-зубчатый. У мелких экземпляров зубчатость равномерная. Зубцы мелкие, частые, перпендикулярны краю листа или косо вперед направленные, с закругленными верхушками и острыми узкими синусами, около 1–1,5 мм высотой. Нижняя часть листа цельнокрайная. Самые мелкие листья могут быть полностью цельнокрайными. У крупных листьев зубчатость неравномерная. Крупные зубцы до 2–3,5 мм высотой чередуются с более мелкими, 1–1,5 мм высотой. Иногда край двоякозубчатый. Зубцы овально-треугольной формы, с закругленной верхушкой и маленькой железкой на конце. Угол отхождения зубцов немного варьирует, что усиливает впечатление неравномерности зубчатости края. Жилкование пальчатое, брохидодромное. От основания отходит 3–5 жилок. Боковые базальные жилки поднимаются, дуговидно изгибаясь, к верхушке листа, где соединяются с нижними вторичными жилками, отходящими от средней жилки. Боковых вторичных жилок 3–4 пары. Они отходят от средней жилки в верхней части пластинки, короткие, тонкие

#### Объяснение к таблице III

Фиг. 1–8. *Trochodendroides zizyphoides* Budants., Лено-Вилюйская впадина, верхняя часть тимердяхской свиты, турон-коньяк: 1, 8 – экз. БИН 1181/296, р. Тымтайдах, т. 2730, 1 – строение края, х 3; 2 – экз. БИН 1181/293, р. Вилюй, т. 1323; 3 – экз. БИН 1181/295, р. Вилюй, т. 1340; 4 – экз. БИН 1196/1205, р. Вилюй, т. 38; 5 – экз. БИН 1181/342, р. Вилюй, т. 1340; 6 – экз. БИН 1181/290, р. Тюнг, т. 1031; 7 – экз. БИН 1181/296, р. Тюнг, т. 1031.





и петлевидно соединяются друг с другом. Арена, образуемая базальными и частично внешними частями петель вторичных боковых жилок, узкоэллиптической формы. С внешней стороны боковые базальные жилки несут 5–8 базископических ответвлений, которые петлевидно соединяются друг с другом. Самые нижние, отходящие от основания листа, наиболее длинные и мощные, поднимаются на высоту от  $\frac{1}{3}$  до  $\frac{1}{2}$  пластинки. Снаружи от этих ответвлений вдоль края идет еще одна серия петель, уменьшающихся к верхней части листа. От наружной части петель к зубцам отходят короткие тонкие жилочки. Третичное жилкование внутри арены лестнично-сетчатое, внутри петель сетчатое.

**Сравнение и замечания.** *Trochodendroides zizyphoides* – наиболее изменчивый вид среди представителей этого рода, известных из отложений тимердянской свиты. Его остатки часто встречаются и в песчаных и глинистых фациях. Наиболее типичны листья яйцевидно-овальной формы с узкой, оттянутой верхушкой и ширококлиновидным основанием. Характерными признаками являются эллиптическая форма арены и неравномерно-зубчатый край с частыми овально-треугольными зубцами. Мелкие яйцевидные и округлые листья с закругленным или сердцевидным основанием были описаны Л. Ю. Буданцевым (1968) под названием *T. populifolia*. Однако по таким существенным признакам, как строение зубцов и форма арены, эти листья не отличаются от других морфотипов *T. zizyphoides*. Кроме того, между этой группой листьев и другими морфотипами наблюдаются переходные формы. По форме листовых пластинок *T. zizyphoides* сходен с *T. intermedia* Budants. Но последний вид отличается более крупными широкими зубцами и не имеет таких острых верхушек. Листья *T. vachrameevii* Budants. отличаются формой зубцов. Они более редкие, широкотреугольные, с полными закругленными верхушками и широкими синусами.

**Материал и местонахождение.** Лено-Виллюйская впадина, верхняя часть тимердянской свиты, турон-коньяк: колл. БИН № 1181, р. Тюнг, экз. 18, 288, 290; р. Виллюй, экз. 27, 293–295; р. Тымтайдах, экз. 296; колл. БИН № 1196, р. Линде, экз. 660, 700; р. Виллюй, экз. 1180–1188, 1194, 1195, 1197, 1198, 1200–1203, 1205, 1512, 1513, 1571, 1573, 1575–1577, 1580.

**Распространение.** Лено-Виллюйская впадина, виллюйский флористический комплекс, турон-коньяк.

### ***Trochodendroides beketovii* Golovn., sp. nov.**

Табл. VI, фиг. 1–13

**Название** – в честь ботаника А. Н. Бекетова.

**Голотип.** Колл. БИН № 1196, экз. 35, Лено-Виллюйская впадина, р. Линде, верхняя часть тимердянской свиты, турон-коньяк. Табл. VI, фиг. 9, 12.

**Holotype.** Coll. BIN № 1196, spec. 35, the Lena-Vilyui depression, Linde River, upper part of the Timmerdyakh Formation, the Turonian-Coniacian. Pl. VI, fig. 9, 12.

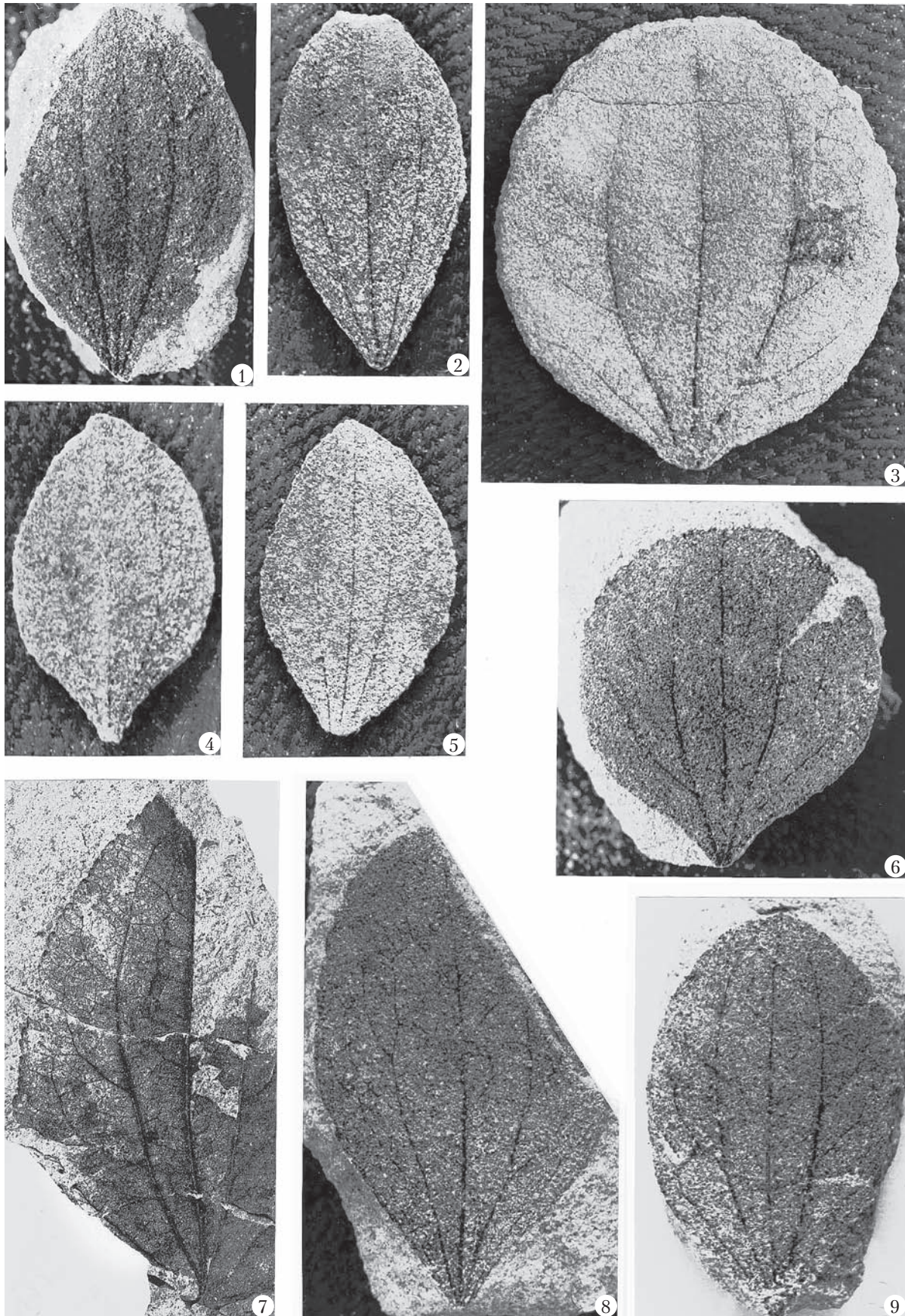
**Diagnosis.** Leaves lanceolate, with cuneate base, apex acute; margin dentate; teeth small, frequent, adpressed, about 1 mm in length, evenly developed, triangular with obtuse apex.

**Описание.** Листья мелкие и средние, 4,5–10 см длины, 0,8–2,7 см ширины, узколанцетные, с клиновидным основанием и суженной заостренной верхушкой. Край мелкозубчатый. Зубцы равномерные, частые, прижатые, не более 1 мм высотой, с тупой верхушкой. Жилкование пальчатое, 3-нервное, брохидодромное. От средней жилки под углом 20–35° отходят две базальные жилки, которые идут, плавно изгибаясь, почти параллельно средней жилке к верхушке листа, образуя арену ланцетной формы. Вблизи верхушки от средней отходит 2–3 пары тонких коротких вторичных жилок, которые соединяются с друг с другом и с базальными жилками. Базальные жилки имеют 9–11 базископических ответвлений, образующих удлиненные петли. Снаружи вдоль края пластинки может проходить еще один ряд более мелких петель. От внешнего ряда петель к зубцам отходят

---

#### Объяснение к таблице IV

Фиг. 1–15. *Trochodendroides zizyphoides* Budants., Лено-Виллюйская впадина, р. Виллюй, т. 38 (1–7, 10, 13), т. 1323 (8, 9), р. Линде, т. 20 (12, 14, 15), т. 1014 (11), верхняя часть тимердянской свиты, турон-коньяк: 1 – экз. БИН 1196/1197; 2 – экз. БИН 1196/1183; 3 – экз. БИН 1196/1182; 4 – экз. БИН 1196/1200; 5 – экз. БИН 1196/1198; 6 – экз. БИН 1196/1184; 7 – экз. БИН 1196/1194; 8 – экз. БИН 1181/340; 9 – экз. БИН 1181/341; 10 – экз. БИН 1196/1180; 11 – экз. БИН 1181/18; 12, 15 – экз. БИН 1196/700, 12 – строение края, х 3; 13 – экз. БИН 1196/1181; 14 – экз. БИН 1196/660.



Фиг. 1–9. *Trochodendroides zizyphoides* Budants., Лено-Виллюйская впадина, р. Виллой, т. 35 (1–6, 8, 9), т. 1333 (7), верхняя часть тимердяхской свиты, турон-коньяк: 1 – экз. БИН 1196/1513; 2 – экз. БИН 1196/1573; 3 – экз. БИН 1196/1571; 4 – экз. БИН 1196/1576; 5 – экз. БИН 1196/1575; 6 – экз. БИН 1196/1512; 7 – экз. БИН 1181/27, голотип; 8 – экз. БИН 1196/1577; 9 – экз. БИН 1196/1580.

тонкие короткие жилочки. Внутри арены третичные жилки образуют тонкие, слабо ветвящиеся изогнутые лестничные анастомозы.

**Сравнение и замечания.** Листья *Trochodendroides beketovii* имеют наибольшее сходство с удлиненными листьями *T. budantsevii* Golovn. из вилуйского флористического комплекса. Листья *T. beketovii* отличаются более мелкими размерами, а также формой листа и зубцов. У *T. budantsevii* листья яйцевидные с самой широкой частью в основании пластинки, а у *T. beketovii* самая широкая часть приходится на середину листовой пластинки. Кроме того, у *T. budantsevii* обычно развита вторая пара базальных жилок, а у более узких *T. beketovii* всегда только одна. Зубцы у *T. budantsevii* более крупные и не такие равномерные, как у *T. beketovii*.

Листья *T. heterophylla* (Budants.) Golovn., comb. nov. отличаются от листьев *T. beketovii* обратно-яйцевидной формой листа и развитием зубцов преимущественно только в верхней части пластинки.

**Материал и местонахождения.** Лено-Вилуйская впадина, верхняя часть тимердыхской свиты, турон-коньяк: колл. БИН № 1196, р. Линде, экз. 1–35, 637.

**Распространение.** Лено-Вилуйская впадина, вилуйский флористический комплекс, турон-коньяк.

### ***Trochodendroides budantsevii* Golovn., nom. nov.**

Табл. VII, фиг. 1–11, табл. VIII, фиг. 1–7

***Zizyphus smilacifolia* Budants., Буданцев 1968, с. 15, табл. 4, фиг. 1, 2.**

**Название.** Данный вид был описан Л. Ю. Буданцевым (1968) в составе современного рода *Zizyphus*. При переводе его в род *Trochodendroides* образуется комбинация *T. smilacifolia*. Однако название *T. smilacifolia* (Newb.) Krysht. уже существует (Криштофович, 1958). Поэтому для листьев из Лено-Вилуйской впадины предложено новое название *budantsevii*, в честь автора вида *Zizyphus smilacifolia* — Л. Ю. Буданцева.

**Голотип.** Колл. БИН № 1181, экз. 36, Лено-Вилуйская впадина, р. Линде, верхняя часть тимердыхской свиты, турон-коньяк; Буданцев 1968, табл. 4, фиг. 2. Табл. VI, фиг. 10.

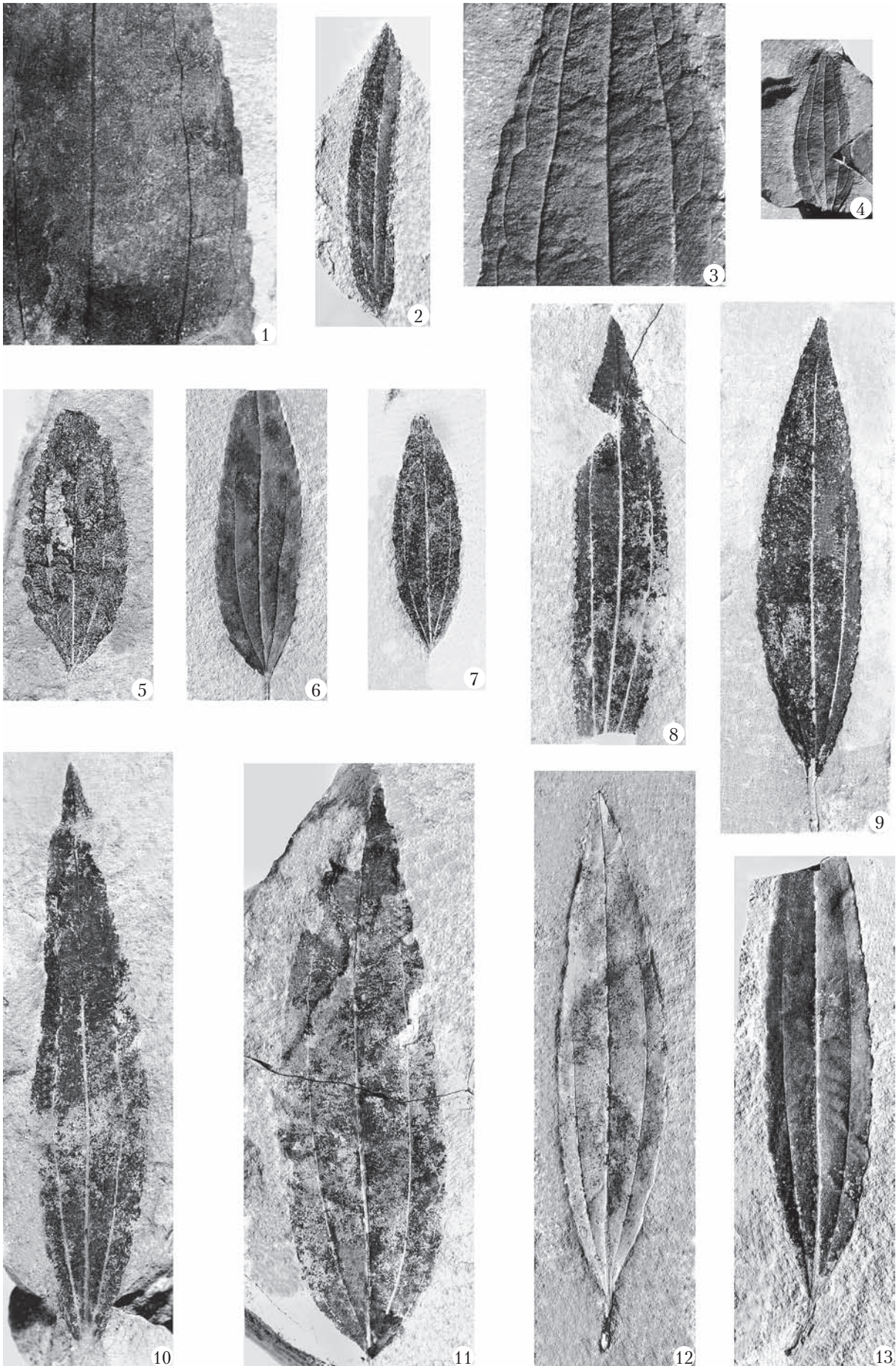
**Diagnosis emended.** Leaves elliptical-ovate or lanceolate-ovate, with rounded or widely cuneate base and tapering attenuate acute apex; margin crenulate-serrate; teeth unequally developed, varying in size from 1 up to 2,5 mm in length, triangular with bluntly rounded apex.

**Описание.** Листья от овально-яйцевидных до ланцетно-яйцевидных, с округлым или ширококлиновидным основанием и постепенно сужающейся оттянутой заостренной верхушкой, 4,5–15 см длиной, 1,2–6,5 см шириной. Край мелкозубчатый. Зубцы частые, косо вперед направленные, треугольной формы, с закругленными верхушками с желёзкой на конце, 1–2,5 мм высоты. Часто наблюдается чередование мелких и крупных зубцов.

Жилкование пальчатое, брохидодромное. От основания отходит средняя жилка, две боковые базальные и более тонкие нижние ответвления базальных. Базальные жилки дуговидные, поднимаются к верхушке и образуют узкоэллиптическую арену. Около самой верхушки от средней жилки может отходить 2–3 пары коротких вторичных жилок, которые дуговидно соединяются друг с другом. Базальные жилки имеют 10–12 базископических ответвлений, соединяющихся петлеобразно. Снаружи от них может проходить еще одна серия более мелких петель. Нижние ответвления самые длинные и достигают около  $\frac{1}{5}$  длины пластинки. Между средней и внутренними базальными жилками третичные жилки образуют редкие, слабоветвящиеся, изогнутые лестничные анастомозы. Третичное жилкование внутри петель сетчатое.

**Сравнение и замечания.** Листья *Trochodendroides budantsevii* имеют сходство с удлиненными листьями *T. zizyphoides* и листьями *T. beketovii* из верхней части тимердыхской свиты. Листья *T. beketovii* отличаются более узкими листовыми пластинками, наиболее широкими в середине, а также более мелкими и равномерными зубцами. Листья *T. zizyphoides* характеризуются более широкими пластинками с резко оттянутыми верхушками. У *T. budantsevii* верхушка постепенно сужается в очень длинный узкий и острый кончик. Характер зубчатости у обоих видов сходный. Форма листовых пластинок у *T. zizyphoides* очень разнообразна; с листьями *T. budantsevii* имеет сходство только один морфотип с наиболее узкими и удлиненными пластинками. Форма пластинок у *T. budantsevii* почти не варьирует.

**Материал и местонахождение.** Лено-Вилуйская впадина, верхняя часть тимердыхской свиты, турон-коньяк: колл. БИН № 1181, р. Линде, экз. 36, 282, 283; р. Вилуй, экз. 292; колл. БИН № 1196, р. Линде, экз. 41, 648; р. Вилуй, экз. 1132, 1133, 1135, 1139–1142, 1151, 1156, 1167, 1268.



**Распространение.** Лено-Вилуйская впадина, вилуйский флористический комплекс, турон-коньяк.

***Trochodendroides intermedia* Budants.**

Табл. IX, фиг. 1—4, 6—8

*Trochodendroides intermedia* Budants., Буданцев 1968, с. 12, табл. 2, фиг. 1, 2.

**Голотип.** Колл. БИН № 1181, экз. 2, Лено-Вилуйская впадина, р. Вилуей, урочище Кирилистях, верхняя часть тимердяхской свиты, турон-коньяк; Буданцев 1968, табл. 2, фиг. 1. Табл. IX, фиг. 1, 4.

**Описание.** Листья яйцевидно-округлые с округло-клиновидным, срезанным или слабосердцевидным основанием и суженной коротко заостренной или слегка оттянутой верхушкой, 7—9 см длиной, 6,5—9 см шириной. Наибольшая ширина равна или немного превышает длину. Край городчатый. В нижней части пластинки зубцы низкие, прижатые, косовперед направленные, с острой верхушкой; в верхней более крупные, до 2—3 мм высоты, городчатые или почти фестончатые, с широкой закругленной верхушкой, часто с выемкой в месте подхода центральной жилки в зубец. Синусы между зубцами узкие, с острыми верхушками. Жилкование пальчатое, брохидодромное, 3-5-нервное. Внутренние базальные жилки расходящиеся, образуют арену широкоэллиптической или клиновидной формы. В верхней трети листа они дуговидно соединяются с вторичными ответвлениями средней жилки. Вторичных ответвлений 3—4 пары. Снаружи от базальных отходит 5—6 базископических ответвлений, которые петлевидно соединяются друг с другом. От внешнего края петель отходят довольно длинные тонкие жилки, идущие к зубцам. Третичное жилкование внутри арены лестнично-сетчатое, внутри петель сетчатое.

**Сравнение и замечания.** По форме пластинок листья этого вида сходны с листьями *T. zizyphoides* и *Trochodendroides* sp. 1 из тимердяхской свиты, но отличаются от них крупными городчатыми зубцами.

**Материал и местонахождения.** Лено-Вилуйская впадина, верхняя часть тимердяхской свиты, турон-коньяк: колл. БИН № 1181, р. Вилуей, экз. 2, 339; колл. БИН № 1196, р. Линде, экз. 728; р. Вилуей, экз. 1353, 1687.

**Распространение.** Лено-Вилуйская впадина, вилуйский флористический комплекс, турон-коньяк.

***Trochodendroides tiungensis* (Budants.) Golovn., comb. nov.**

Табл. X, фиг. 1—4

*Populus tiungensis* Budants., Буданцев Л. Ю. Позднемеловая флора Вилуйской впадины, Ботан. журн., 1968, т. 53, № 1, с. 13, табл. 3, фиг. 2—4.

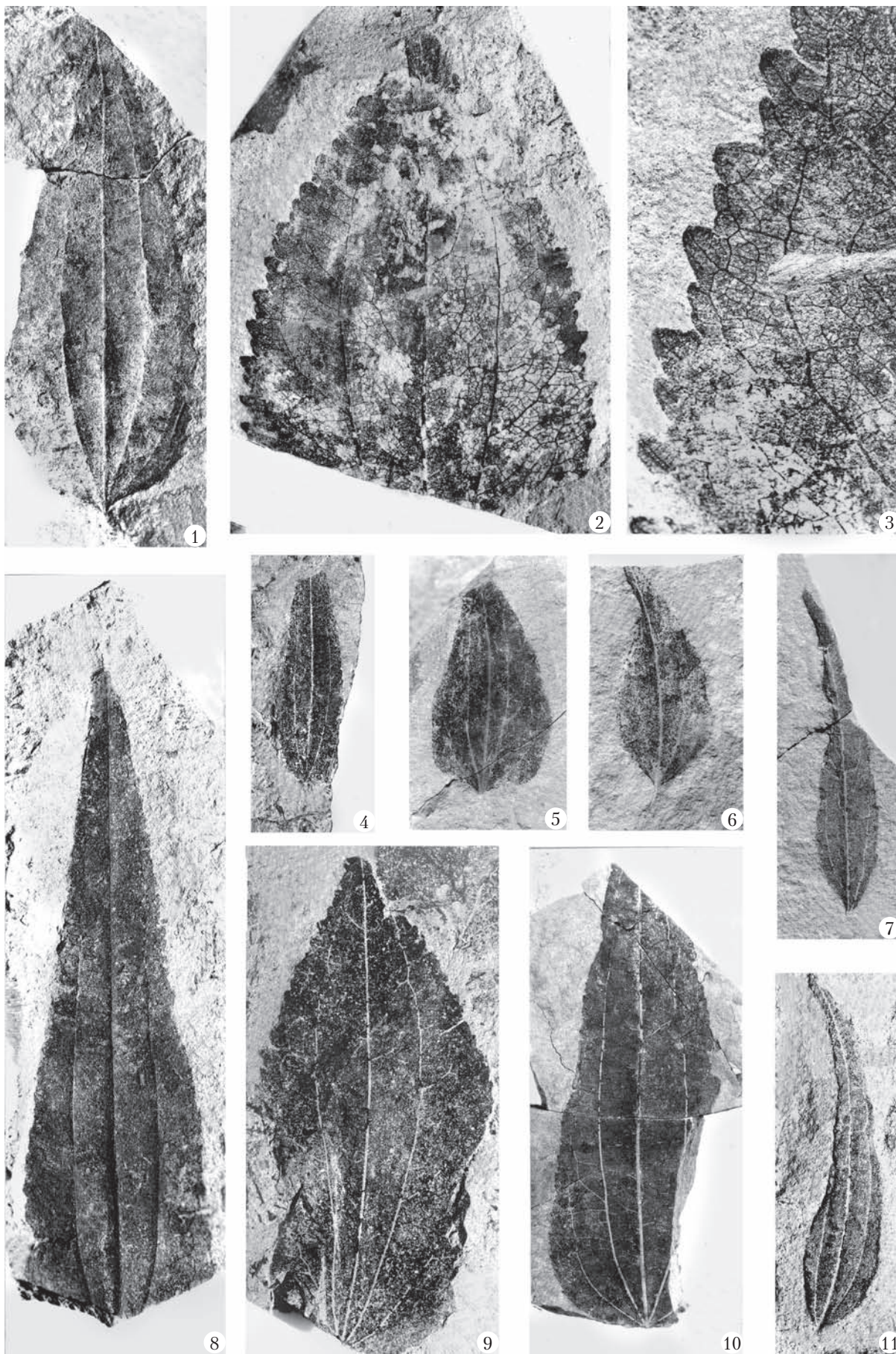
**Голотип.** Колл. БИН № 1181, экз. 22а, Лено-Вилуйская впадина, р. Тюнг, верхняя часть тимердяхской свиты, турон-коньяк; Буданцев, 1968, табл. 3, фиг. 4. Табл. X, фиг. 1.

**Описание.** Листья яйцевидно-поперечно-овальные или яйцевидно-треугольные, с коротко заостренной верхушкой и усеченным или ширококлиновидным основанием, 1,5—4 см длиной и 2—5,8 см шириной. Ширина листа значительно превышает длину. Наибольшая ширина листа приходится почти на самую нижнюю часть основания, потом лист довольно резко сужается к верхушке. Черешок около 1 мм в диаметре и по длине немного короче длины листа. Край городчато-зубчатый. Нижняя горизонтальная часть основания цельная. В нижней части листа зубцы косо вперед направленные, треугольные, обычно с заостренным, клювовидно изогнутым внутрь кончиком. Выше

---

Объяснение к таблице VI

Фиг. 1—13. *Trochodendroides beketovii* Golovn., Лено-Вилуйская впадина, р. Линде, т. 13 (1—4, 6—13), т. 20 (5), верхняя часть тимердяхской свиты, турон-коньяк: 1 — экз. БИН 1196/3а, х 3; 2 — экз. БИН 1196/7; 3, 4 — экз. БИН 1196/3b, 4 — х 4, 5; 5 — экз. БИН 1196/637; 6 — экз. БИН 1196/34; 7 — экз. БИН 1196/4; 8 — экз. БИН 1196/8; 9, 12 — экз. БИН 1196/35, голотип, отпечаток и противоотпечаток; 10 — экз. БИН 1196/15; 11 — экз. БИН 1196/14; 13 — экз. БИН 1196/2.



зубцы постепенно становятся городчатыми и по мере приближения в верхушке все более низкими и широкими. Высота зубцов 1–2 мм. Жилкование пальчатое, брохидодромное. Базальные жилки дуговидно поднимаются к верхушке листа, где соединяются с боковыми ответвлениями от средней жилки. Арена широкоэллиптическая. Вторичных боковых жилок 2–3 пары. Они отходят от средней в верхней трети листа и дуговидно соединяются друг с другом. Базальные жилки несут 5–6 базископических, петлевидно соединяющихся ответвлений. Латеральные их находятся еще 1–2 ряда уменьшающихся петель вдоль края. Третичное жилкование внутри арены лестнично-сетчатое, внутри петель сетчатое.

**Сравнение и замечания.** Отличительной чертой данного вида является необычная форма листа, а также характер зубчатости. Морфотипы с широкими листьями встречаются и у других видов, в частности у *T. zizyphoides* Budants., но у них наибольшая ширина приходится либо на среднюю часть листа, либо на его нижнюю треть. У *T. tiungensis* благодаря усеченному широкому основанию самая широкая часть находится внизу пластинки. По форме зубцов *T. tiungensis* имеет некоторое сходство с *T. vachrameevii* Golovn., sp. nov., у которого также городчато-зубчатый край с довольно пологими зубцами. Но у последнего вида не наблюдается зубцов с загнутыми клювовидными верхушками в основании листовой пластинки. Кроме того, для *T. vachrameevii* характерны более узкие и удлиненные листовые пластинки. Буданцев (1968) первоначально отнес данные листья к роду *Populus*. Однако по характеру первичного и вторичного жилкования они соответствуют диагнозу рода *Trochodendroides*. Для листьев тополей характерны перисто-пальчатое жилкование и более развитые боковые ответвления от средней жилки, а также другая форма зубцов с хорошо развитыми железками.

**Материал и местонахождения.** Лено-Виллюйская впадина, верхняя часть тимердыхской свиты, турон-коньяк: колл. БИН № 1181, р. Тюнг, экз. 22а, 327–333.

**Распространение.** Лено-Виллюйская впадина, виллюйский флористический комплекс, турон-коньяк.

### *Trochodendroides vachrameevii* Budants.

Табл. XI, фиг. 1–9

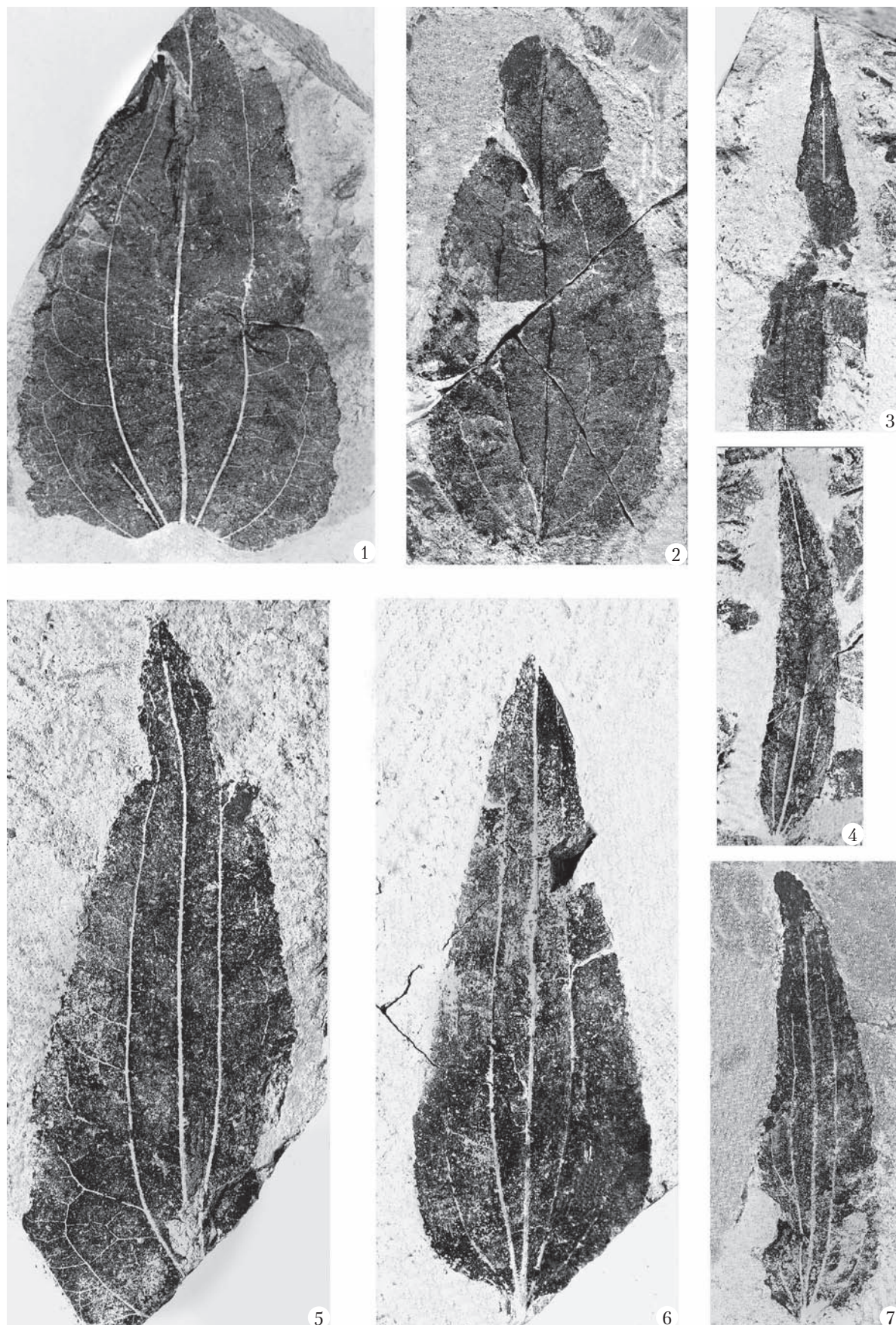
*T. vachrameevii* Budants., Буданцев, 1968, с. 12, табл. 2, фиг. 6–8.

**Голотип.** Колл. БИН № 1181, экз. 40, Лено-Виллюйская впадина, р. Тюнг, верхняя часть тимердыхской свиты, турон-коньяк; Буданцев, 1968, табл. 2, фиг. 7. Табл. XI, фиг. 1, 2.

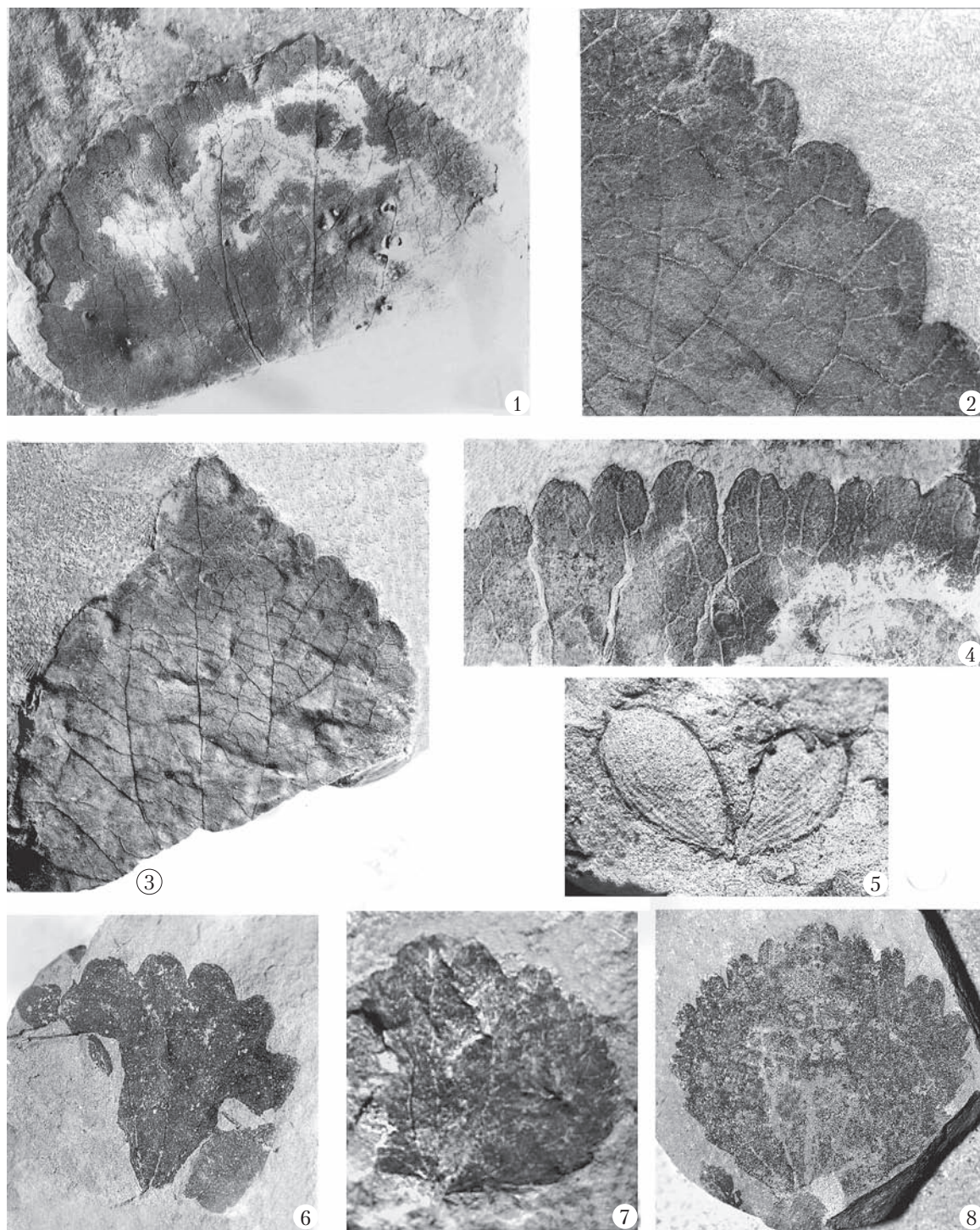
**Описание.** Листья мелкие, от 1,5 до 4 см длины и от 1,2 до 3,5 см ширины, по форме эллиптические, широкоэллиптические, яйцевидно-овальные или реже обратнойяйцевидные, часто асимметричные. Верхушка коротко заостренная, реже тупая, закругленная. Основание ширококлиновидное или закругленное. Край городчатый. Зубцы низкие, 1–1,5 мм высотой, косо вперед направленные, широкотреугольные, с пологими закругленными верхушками и широкими синусами. Жилкование пальчатое, брохидодромное. От основания отходит 3–5 жилок. Боковые базальные жилки поднимаются, дуговидно изгибаясь, к верхушке листа, где соединяются с нижними вторичными жилками, отходящими от средней жилки. Боковых вторичных жилок 2–3 пары. Они отходят от средней в верхней 1/3–1/4 части пластинки, короткие, тонкие и дуговидно соединяются друг с другом. Арена, образуемая базальными и частично внешними частями петель вторичных боковых жилок, узкоэллиптической формы. С внешней стороны боковые базальные жилки несут 5–6 базископических ответвлений, которые петлевидно соединяются друг с другом. Самые нижние ответвления, отходящие от основания листа, наиболее длинные и мощные, они поднимаются до половины высоты пластинки. Снаружи от этих ответвлений вдоль края идет еще одна серия петель, уменьшающихся к верхней части листа. От наружной части петель к зубцам отходят короткие тонкие жилочки. Третичное жилкование рельефное, хорошо выраженное, внутри арены лестнично-сетчатое, внутри петель — сетчатое.

### Объяснение к таблице VII

Фиг. 1–11. *Trochodendroides budantsevii* Golovn., Лено-Виллюйская впадина, р. Виллюй, т. 38 (2, 3, 7–9, 11), т. 39 (1), р. Тюнг, т. 1014 (4, 10), р. Линде, т. 13 (5), т. 20 (6), верхняя часть тимердыхской свиты, турон-коньяк: 1 — экз. БИН 1196/1268; 2, 3 — экз. БИН 1196/1140, 3 — строение края, х 3; 4 — экз. БИН 1181/283; 5 — экз. БИН 1196/41; 6 — экз. БИН 1196/648; 7 — экз. БИН 1196/1132; 8 — экз. БИН 1196/1151; 9 — экз. БИН 1196/1141; 10 — экз. БИН 1181/36, голотип; 11 — экз. БИН 1196/1142.



Фиг. 1–7. *Trochodendroides budantsevii* Golovp., Лено-Вилюйская впадина, р. Вилюй, т. 38 (2–6), т. 1323 (1), р. Тунг, т. 1014 (7), верхняя часть тимердяхской свиты, турон-коньяк: 1 – экз. БИН 1181/292; 2 – экз. БИН 1196/1133; 3 – экз. БИН 1196/1167; 4 – экз. БИН 1196/1156; 5 – экз. БИН 1196/1135; 6 – экз. БИН 1196/1139; 7 – экз. БИН 1181/282.

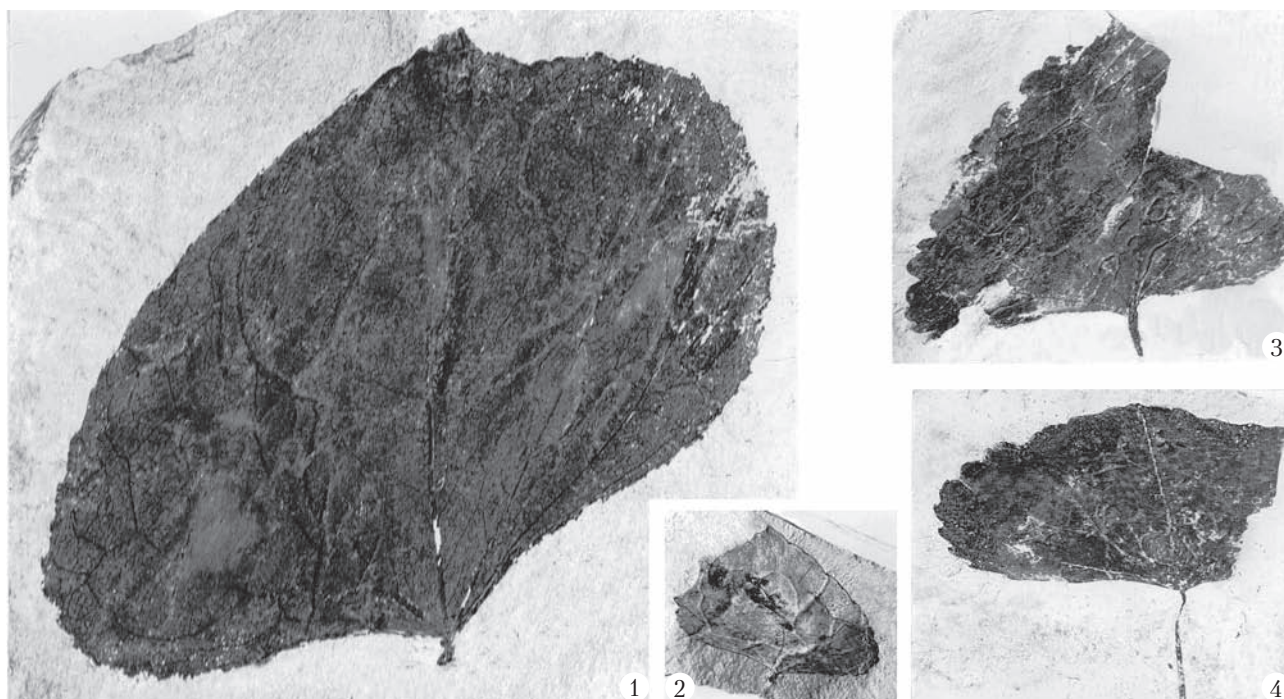


Фиг. 1—4, 6—8. *Trochodendroides intermedia* Budants., Лено-Виллойская впадина, р. Виллой, т. 1331 (1, 4), т. 1140 (2, 3), т. 39 (7, 8), р. Линде, т. 20 (6), верхняя часть тимердяхской свиты, турон-коньяк: 1, 4 — экз. БИН 1181/2, голотип, 4 — строение края, х 2,5; 2, 3 — экз. БИН 1181/339, 2 — строение края, х 3; 6 — экз. БИН 1196/728; 7 — экз. БИН 1196/1353; 8 — экз. БИН 1196/1687.

Фиг. 5. *Nyssidium* sp., экз. БИН 1181/344, х 3.

**Сравнение.** От других, сходных по форме листьев *Trochodendroides* листья данного вида отличаются формой зубцов. Они более редкие, широкотреугольные, с пологими закругленными верхушками и широкими синусами. *T. vachrameevii* является довольно редким видом и пока встречен только в одном местонахождении на р. Тюнг.

**Материал и местонахождение.** Лено-Виллойская впадина, верхняя часть тимердяхской свиты, турон-коньяк: колл. БИН № 1181, Тюнг, т. 1260, экз. 40, 334—338.



Фиг. 1—4. *Trochodendroides tiungensis* (Budants.) Golovn., Лено-Вилюйская впадина, р. Тюнг, т. 1260, верхняя часть тимердянской свиты, турон-коньяк: 1 — экз. БИН 1181/22, голотип, х 2,5; 2 — экз. БИН 1181/330; 3 — экз. БИН 1181/332; 4 — экз. БИН 1181/327.

**Распространение.** Лено-Вилюйская впадина, вилюйский флористический комплекс, турон-коньяк.

***Trochodendroides heterophylla* (Budants.) Golovn., comb. nov.**

Табл. XII, фиг. 1—25, табл. XIII, фиг. 1, 3, 5, 7

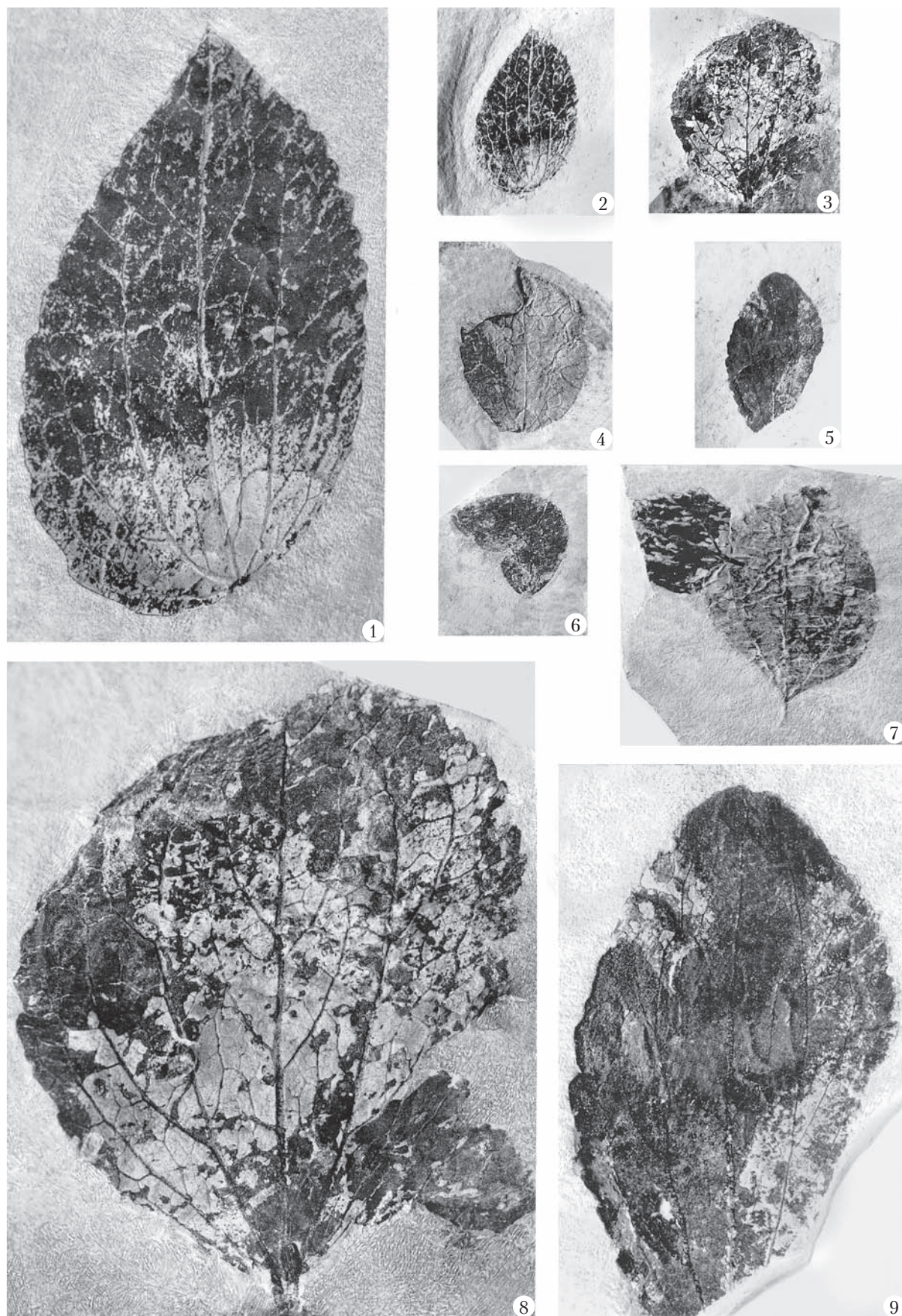
*Zizyphus heterophylla* Budants., Буданцев Л. Ю. Позднемеловая флора Вилюйской впадины, Ботан. журн., 1968, т. 53, № 1, с. 14, табл. 4, фиг. 5—7, табл. 5, фиг. 1—5.

*Macclintockia borealis* Budants., Буданцев 1968, с. 15, табл. 6, фиг. 2—12.

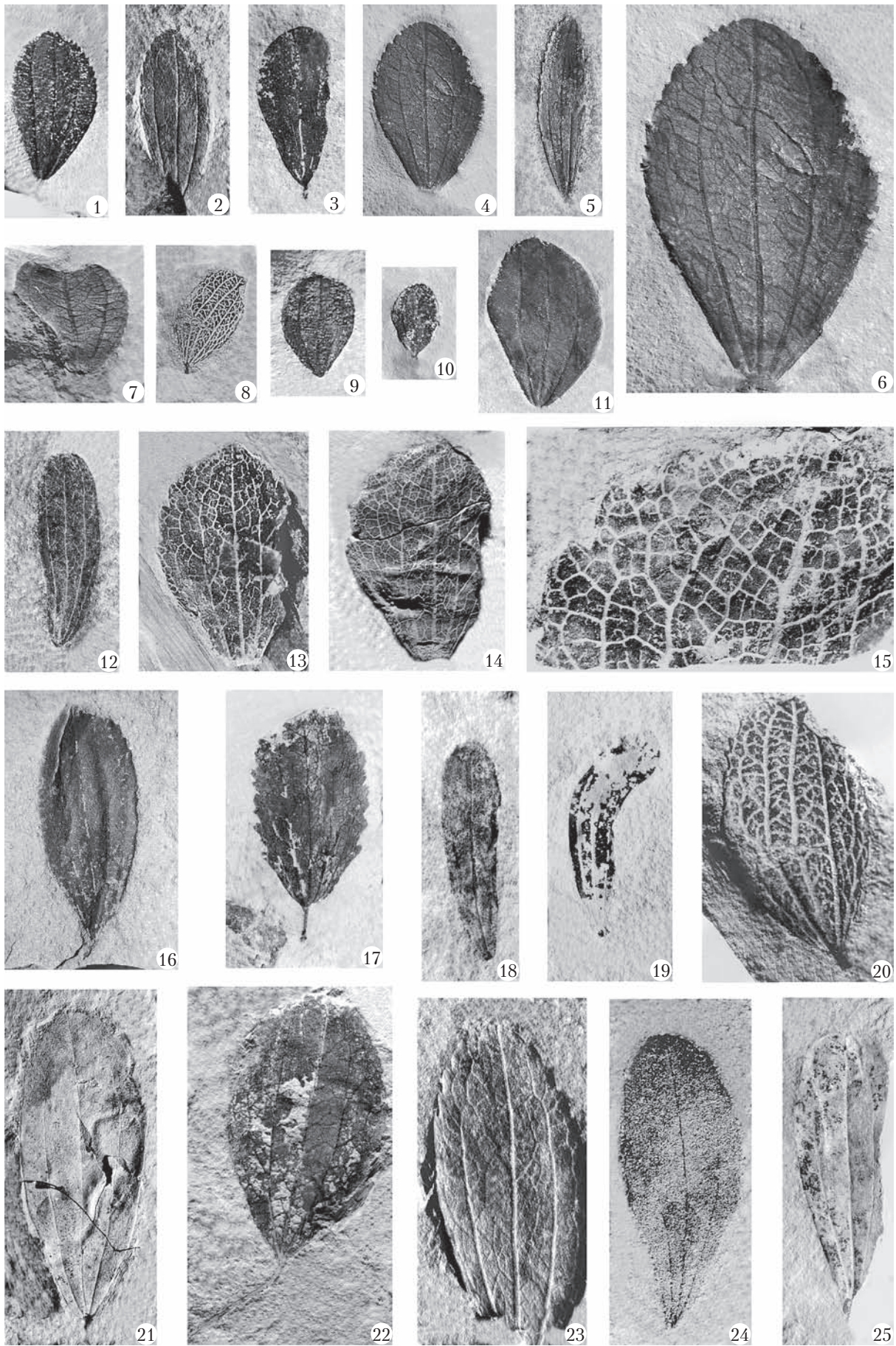
**Голотип.** Колл. БИН № 1181, экз. 4, Лено-Вилюйская впадина, р. Тюнг, верхняя часть тимердянской свиты, турон-коньяк; Буданцев 1968, табл. 5, фиг. 3. Табл. XII, фиг. 4, 6.

**Diagnosis emended.** Leaves small, coriaceous, elliptical, lanceolate or obovate, with cuneate base and rounded or more rarely acute apex; margin in lower part of lamina entire, in upper part — dentate or entire; teeth triangular with bluntly apex.

**Описание.** Листья овально-, реже ланцетно-обратнояйцевидные, округло-обратнояйцевидные или овальные, с клиновидным суженным основанием и закругленной, реже коротко заостренной верхушкой, мелкого и среднего размера, 0,8—5 см длины и 0,6—2,5 см ширины. Наиболее характерны листья 2—2,5 см длины. Текстура листа плотная, почти кожистая. Край зубчатый в верхней половине пластинки и цельный в нижней. Зубцы треугольные, косо вперед направленные, с закругленными верхушками, не более 1—3 мм высоты. Наиболее крупные зубцы расположены в верхней трети листа, к верхушке они снова уменьшаются в размерах. Черешок длинный, тонкий, немного короче пластинки. Жилкование пальчатое, брохидодромное. От основания отходят три мощные, толстые жилки. Боковые базальные жилки петлевидно соединяются с вторичными боковыми жилками, образуя эллиптическую арку. Вторичных боковых жилок 2—3 пары. Они отходят от средней жилки в верхней  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{5}$  части пластинки и петлевидно соединяются друг с другом. С наружной стороны боковые базальные жилки несут 5—6 ответвлений, образующих петли. Наиболее мощные и длинные ответвления в средней части пластинки. От наружной стороны петель отходят тонкие жилки, заканчивающиеся



Фиг. 1—9. *Trochodendroides vachrameevii* Budants., Лено-Вилойская впадина, р. Тюнг, т. 1260, верхняя часть тимердянской свиты, турон-коньяк: 1, 2 — экз. БИН 1181/40, голотип, 1 — х 3; 3, 8 — экз. БИН 1181/337, 8 — х 3; 4 — экз. БИН 1181/338; 5, 9 — экз. БИН 1181/334, 9 — х 3; 6 — экз. БИН 1181/335; 7 — экз. БИН 1181/336.



в зубцах. Третичное жилкование рельефное, хорошо выраженное, внутри арены лестнично-сетчатое, внутри петель сетчатое. Конечные альвеолы округло-угловатые, довольно крупные, 1,5–2 мм в диаметре. В них находятся слепо заканчивающиеся жилки, прямые или слабо ветвящиеся у верхушки.

На некоторых экземплярах сохранилась инкрустация кутикулы нижней эпидермы листьев, которая представляет собой слепок ее внутренней поверхности (табл. XIII, фиг. 1, 3, 5, 7). Форма основных клеток нижней эпидермы варьируется от ортогональной до неправильной или неправильнолопастной. Антиклинальные стенки прямые или волнистые. Периклинальные стенки в различной степени выпуклые, папиллозные. Размеры основных клеток 20–40 мкм длины и 10–30 мкм ширины. Устьица аномоцитные, широкоовальные, с короткой устьичной щелью.

**Сравнение и замечания.** Характерными для *T. heterophylla* признаками являются мелкие размеры, клиновидное основание, расширение в верхней части пластинки, плотная текстура листа, мощные первичные жилки и рельефное вторичное и третичное жилкование. Из отложений тимердыхской свиты Буданцевым были описаны сходные, несколько более узкие листья под названием *Macclintockia borealis*. Они также имеют расширенную верхушку, рельефное жилкование и хорошо выраженные зубцы в верхней части листа. Мы считаем, что незначительные отличия по ширине листа являются несущественными, и эти листья принадлежат к одному виду рода *Trochodendroides*, который описывается под названием *T. heterophylla*. Для рода *Macclintockia*, в отличие от *Trochodendroides*, характерно отхождение базальных жилок от расширенного узла в основании листа, иной характер третичного жилкования и цельный или крупнозубчатый край. Все эти признаки не наблюдаются у *Macclintockia borealis*.

Близким к *T. heterophylla* является вид *T. lanceolata* Golovn., Sun et Bugdaeva (Головнёва и др., 2008) из отложений кундурской свиты Амурской области. Для него тоже характерны удлиненная обратнаяцевидная форма листа с коротко заостренной или тупой верхушкой и клиновидное основание. Этот вид отличается от *T. heterophylla* более крупными размерами (обычно 4–6 см, самые крупные до 13 см), более тонкой текстурой листа, более редкими и более прижатыми зубцами. Кроме узких обратнаяцевидных у *T. lanceolata* встречаются более крупные широкоовальные морфотипы, чего не наблюдается у *T. heterophylla*.

Еще одним близким видом является *T. ananjevii* Golovn., sp. nov. из сеноманских отложений сибирической свиты. Эти листья также характеризуются мелкими размерами и плотной текстурой с рельефным жилкованием (табл. XIV, фиг. 2–7), но они отличаются более широкими листовыми пластинками и более крупными городчатыми зубцами с закругленной верхушкой.

Эпидерма *T. heterophylla* имеет наибольшее сходство с эпидермой рода *Cercidiphyllum* (табл. XIII, фиг. 2, 4, 6, 8). Для обоих этих родов характерны такие общие признаки, как аномоцитные широкоовальные устьица с короткой устьичной щелью и папиллозные основные клетки эпидермы, форма которых варьирует от ортогональной до неправильнолопастной.

Листья *T. heterophylla* очень часто встречаются в верхней части тимердыхской свиты и обычно приурочены к глинистым фациям.

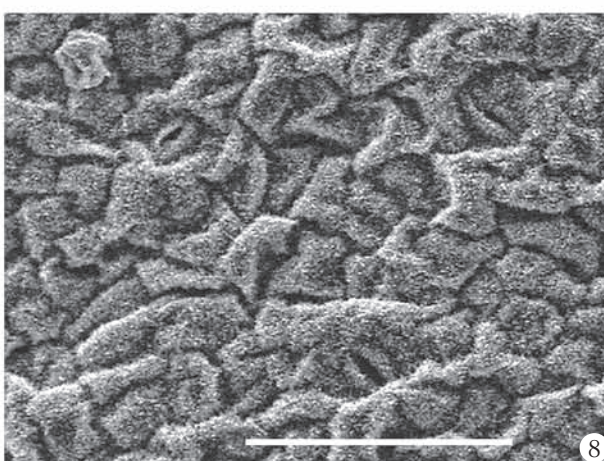
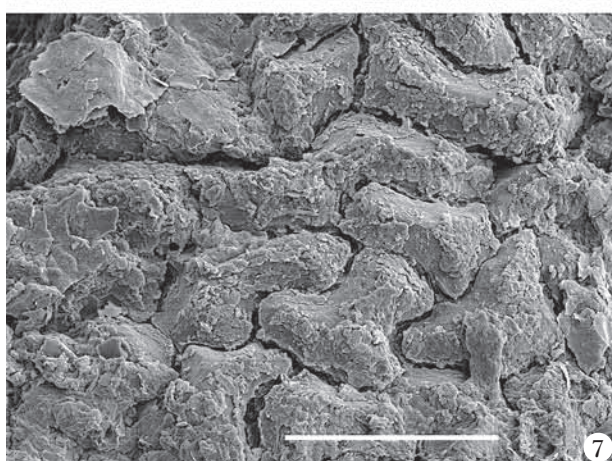
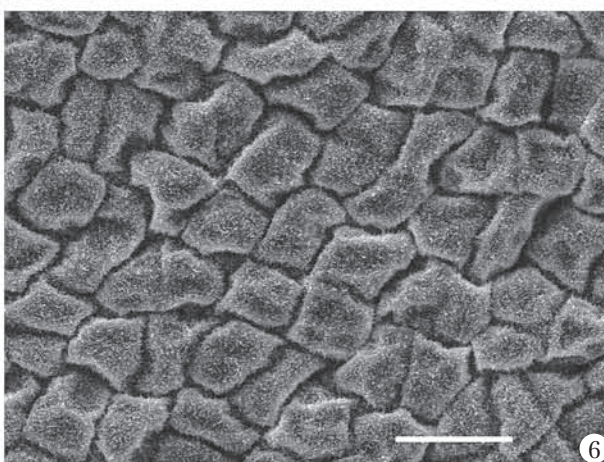
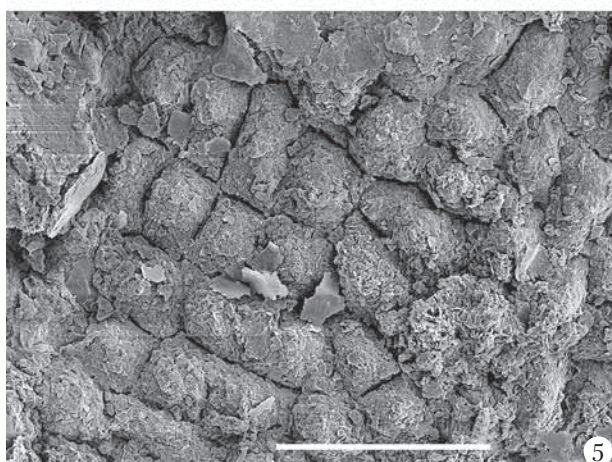
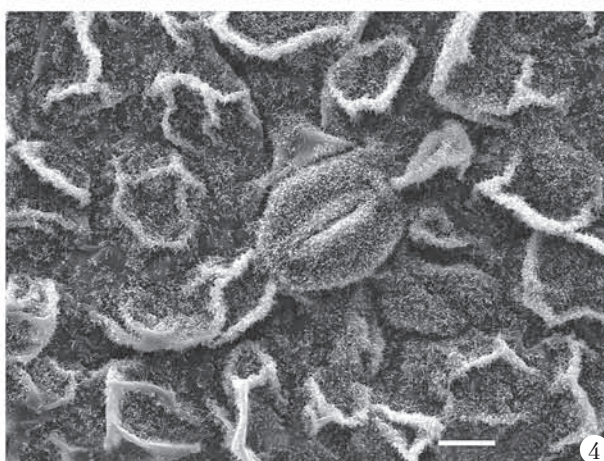
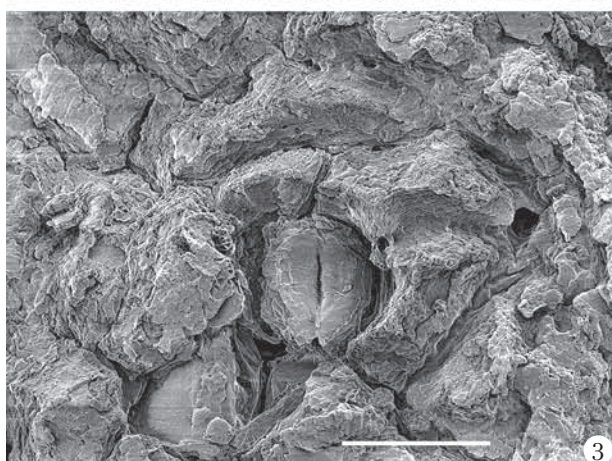
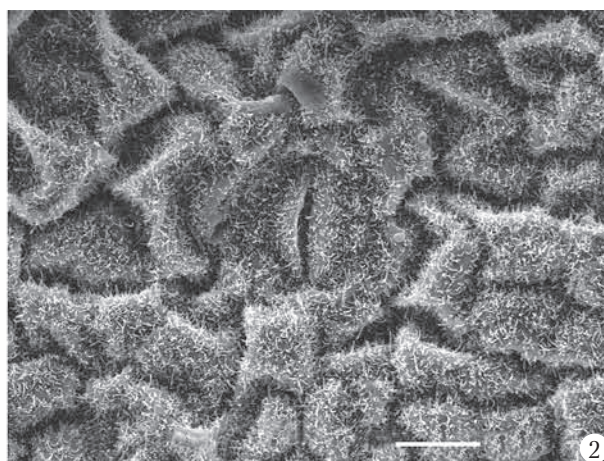
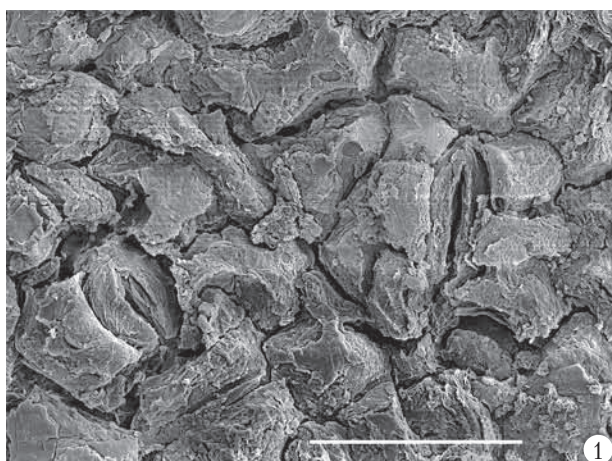
**Материал и местонахождения.** Лено-Виллюйская впадина, верхняя часть тимердыхской свиты, турон-коньяк: колл. БИН № 1181, р. Тюннг, экз. 4, 63, 300–314, 315а, 340, 351–352, 1198; р. Виллюй, экз. 323; колл. БИН № 1196, Линде, экз. 38, экз. 581, 584, 599, 647, 649, 758; р. Виллюй, экз. 407, 472, 1085.

**Распространение.** Лено-Виллюйская впадина, виллюйский флористический комплекс, турон-коньяк.

---

#### Объяснение к таблице XII

Фиг. 1–25. *Trochodendroides heterophylla* (Budants.) Golovn., Лено-Виллюйская впадина, р. Тюннг, т. 1260 (1, 4, 6, 9–11), т. 1243 (12), т. 1244 (2, 7, 23), т. 1248 (8, 13, 15, 20), т. 1262 (5), р. Линде, т. 13 (19), т. 20 (3, 17, 18, 21, 22, 25), р. Виллюй, т. 36 (24), т. 37 (14), т. 1323 (16), верхняя часть тимердыхской свиты, турон-коньяк: 1 – экз. БИН 1181/300; 2, 23 – экз. БИН 1181/63, 23 – х 2; 3 – экз. БИН 1196/584; 4, 6 – экз. БИН 1196/4, голотип, 6 – х 2,5; 5 – экз. БИН 1181/1198; 7 – экз. БИН 1181/351; 8, 20 – экз. БИН 1181/340, 8 – х 3; 9 – экз. БИН 1181/301; 10 – экз. БИН 1181/304; 11 – экз. БИН 1181/305; 12 – экз. БИН 1181/353; 13, 15 – экз. БИН 1181/352, 15 – строение края, х 3; 14 – экз. БИН 1196/407; 16 – экз. БИН 1181/323; 17 – экз. БИН 1196/599; 18 – экз. БИН 1196/758; 19 – экз. БИН 1196/38; 21 – экз. БИН 1196/649; 22 – экз. БИН 1196/581; 24 – экз. БИН 1196/1085; 25 – экз. БИН 1196/647.



**Trochodendroides ananjevii** Golovn., nom. nov.

Табл. XIV, фиг. 2–7, табл. XV, фиг. 2, 4

*Macclintockia sibirica* Ananjev, Ананьев, 1948, с. 48, табл. 4, фиг. 1.

**Название.** При переведении данного вида в род *Trochodendroides* образуется комбинация *T. sibirica*. Однако это название уже использовано для листьев из антибесской флоры (см. ниже — *Trochodendroides sibirica* (Tcherepnin) P. Alekseev, comb. nov.). Поэтому для данного вида нами предложено новое название *ananjevii*, в честь автора вида *Macclintockia sibirica* — А. Р. Ананьева.

**Лектотип** (обозначенный здесь). Колл. ТГУ № 17, экз. 13, Чулымо-Енисейская впадина, р. Кемь, нижняя часть симоновской свиты, сеноман; Ананьев, 1948, табл. 4, фиг. 1. Табл. XIV, фиг. 3.

**Diagnosis emended.** Leaves small, coriaceous, elliptical or obovate, with cuneate base and rounded or obtuse apex; margin in lower part of lamina entire, in upper part — crenulate or entire; teeth widely spaced, widely triangular with rounded apex.

**Описание.** Листья мелкие, плотные, кожистые, эллиптические или обратнояйцевидные, редко округлые, с закругленной или коротко заостренной верхушкой, ширококлиновидным или закругленным основанием, 0,7–4,5 см длины и 0,5–3 см ширины. Край мелкогородчатый, в нижней части листа часто цельный. Зубцы мелкие, косо вперед направленные, прижатые, с закругленной верхушкой, высотой 0,5–1,5 мм, с острыми синусами. Черешок довольно толстый, около 1–2 мм в диаметре, его длина составляет  $\frac{1}{2}$ –1 длины листовой пластинки. Жилкование пальчатое, 3-нервное, брохидромное. Базальные жилки поднимаются в верхнюю часть листа, где соединяются со средней, образуя эллиптическую арены. От внешней стороны базальных отходит 6–9 ответвлений, которые дугообразно соединяются друг с другом, образуя серию мелких петель, идущих вдоль края. Третичное жилкование лестнично-сетчатое, хорошо выраженное, рельефное.

Листья гипостоматные. Верхняя эпидерма состоит из полигональных клеток неправильной формы, изодиаметрических или немного вытянутых, с прямыми или немного изогнутыми антиклинальными стенками. В центре каждой клетки находится небольшая папилла около 5–8 мкм в диаметре. Строение нижней эпидермы неизвестно.

**Сравнение и замечания.** По общей морфологии данный вид имеет наибольшее сходство с *T. heterophylla*, от которого отличается более крупными и широко расставленными зубцами с закругленной верхушкой, а также преобладанием эллиптических морфотипов. У *T. heterophylla* зубцы имеют треугольную, притупленную на конце верхушку и преобладают обратнояйцевидные морфотипы.

Близким к *T. ananjevii* является вид *T. taipinglinchanica* Golovn., Sun et Bugdaeva (Головнёва и др., 2008) из отложений кундурской свиты (кампан) Амурской области. Эти виды сближают следующие признаки: мелкие размеры, рельефное жилкование и довольно крупные зубцы с закругленной верхушкой. Однако у *T. taipinglinchanica* преобладают широкоовальные и округлые морфотипы, а у *T. ananjevii* — эллиптические, а зубцы у них не такие высокие, как у *T. taipinglinchanica*.

Лебедев (1962) описал из тех же отложений на р. Кеми мелкие листья под названием *Paliurus sibiricus* I. Lebed. Сравнение с этим видом провести невозможно из-за невысокого качества фотографий и утери типового материала *Paliurus sibiricus*.

---

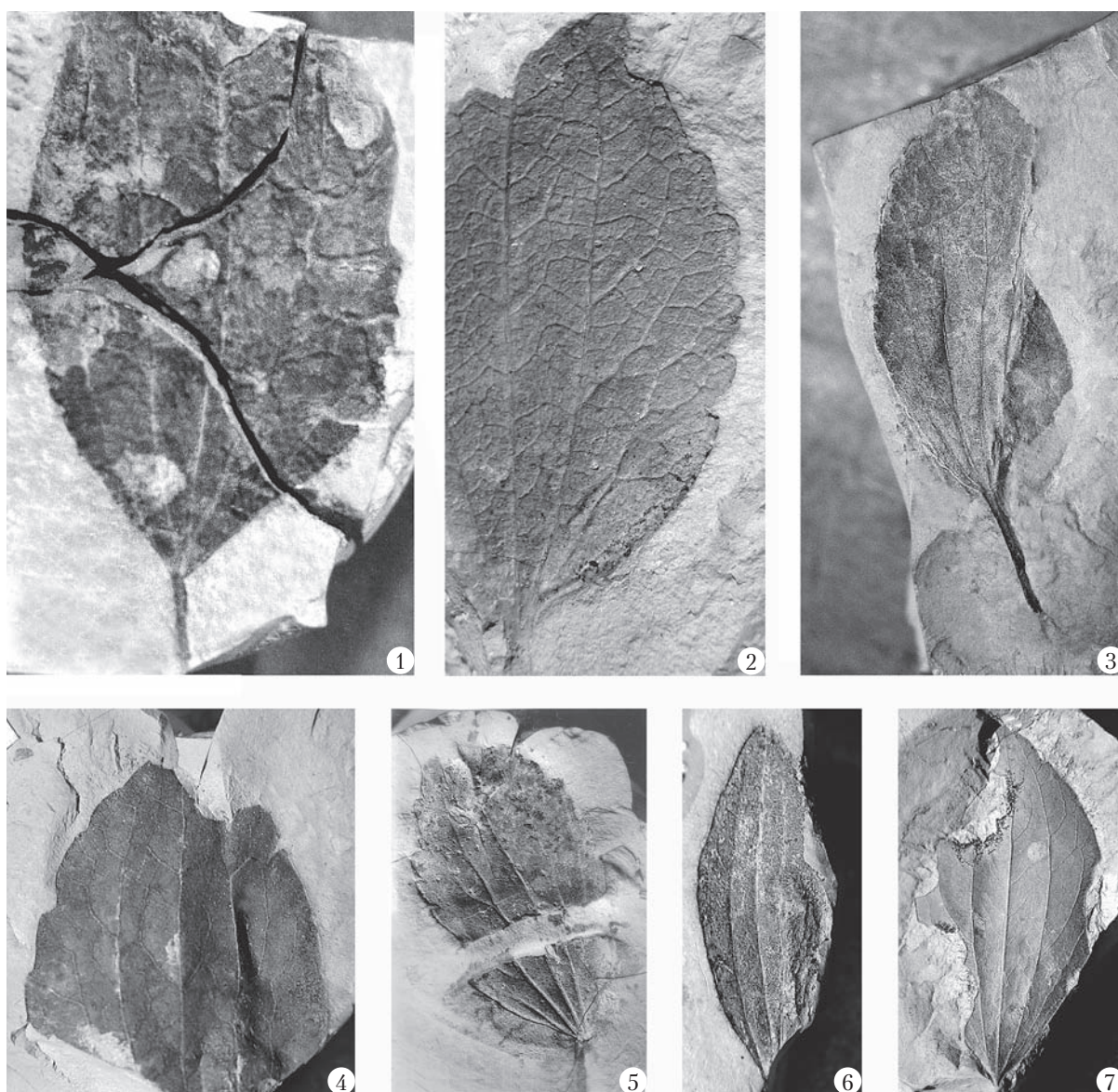
Объяснение к таблице XIII

Фиг. 1, 3, 5, 7. Строение нижней эпидермы *Trochodendroides heterophylla* (Budants.) Golovn., экз. БИН 1196/472, СЭМ, отпечаток нижней кутикулы изнутри: 1 — два аномоцитных устьица и основные клетки эпидермы неправильной формы; 3 — аномоцитное устьице с короткой устьичной щелью; 5 — папиллозные клетки нижней эпидермы ортогональной формы с прямыми антиклинальными стенками; 7 — клетки нижней эпидермы неправильно-лопастной формы, с волнистыми антиклинальными стенками.

Фиг. 2, 6, 8. Строение нижней эпидермы *Cercidiphyllum japonicum* Thunb., СЭМ, вид снаружи: 2 — аномоцитное устьице и основные клетки эпидермы неправильной формы; 6 — папиллозные клетки нижней эпидермы ортогональной формы с прямыми антиклинальными стенками; 8 — общий вид нижней эпидермы с устьицами и папиллозными ординарными клетками неправильной формы.

Фиг. 4. Строение нижней эпидермы *Cercidiphyllum magnificum* Nakai, СЭМ, вид снаружи, 4 — аномоцитное устьице с короткой устьичной щелью.

Длина масштабной линейки 30 мкм (1, 7), 10 мкм (2, 4), 15 мкм (3), 60 мкм (5), 20 мкм (6).



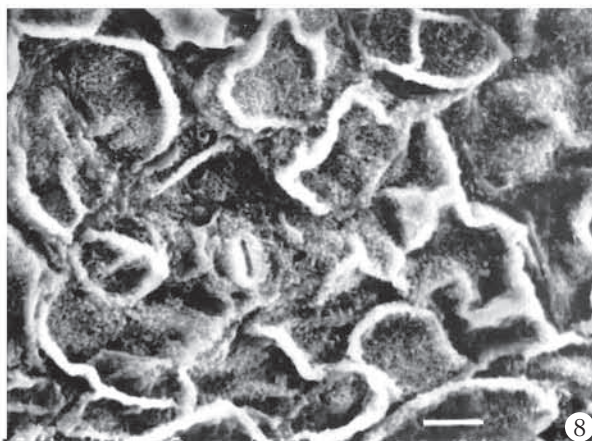
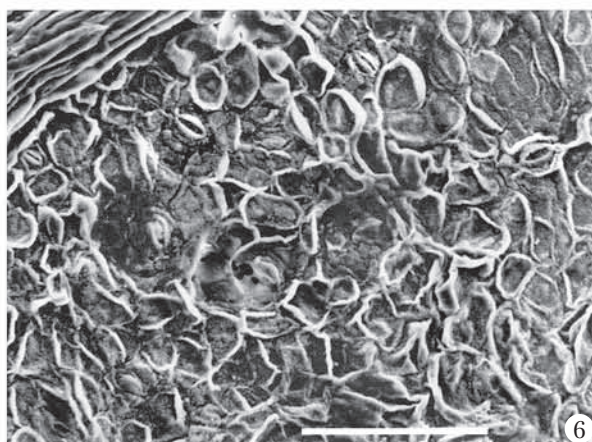
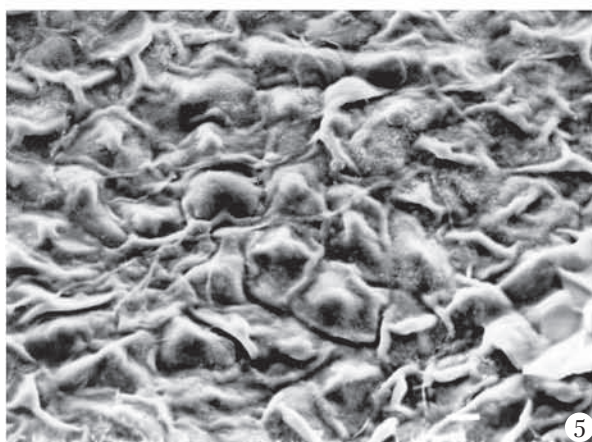
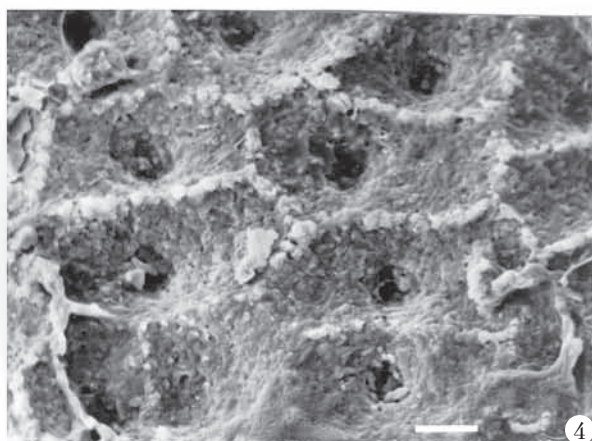
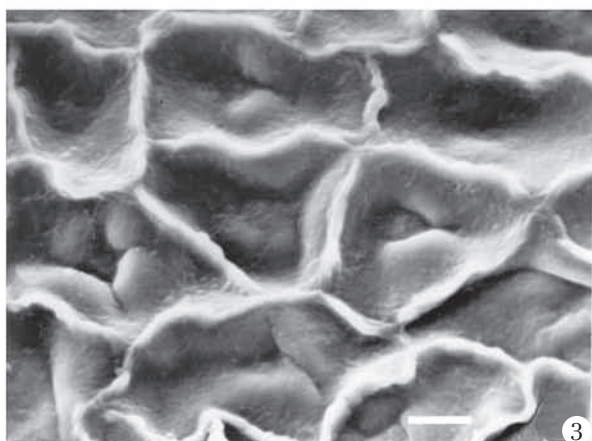
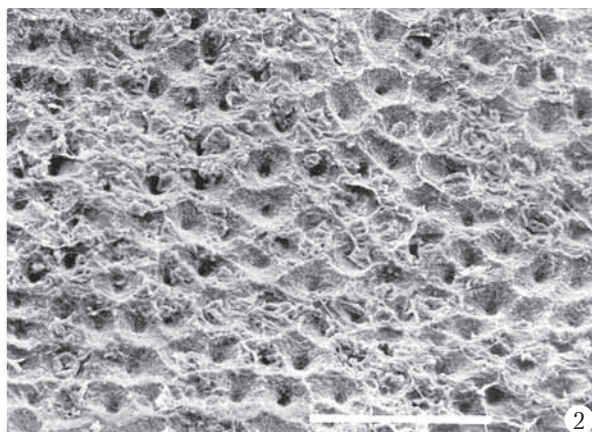
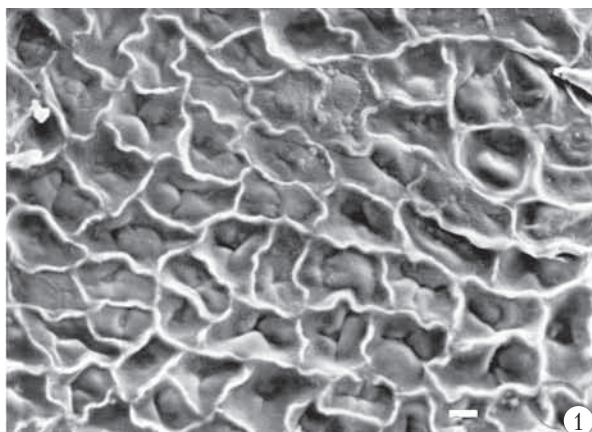
Фиг. 1. *Trochodendroides kemensis* (Apanjev) Golovni., Чулымо-Енисейская впадина, р. Кемь нижняя часть симоновской свиты, сеноман, экз. ТГНУ 17/15, х 2, лектотип.

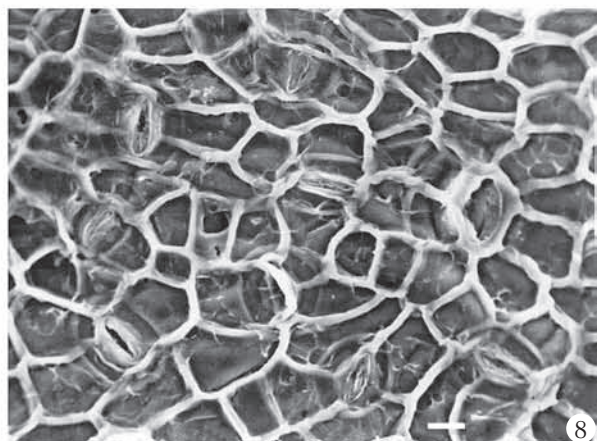
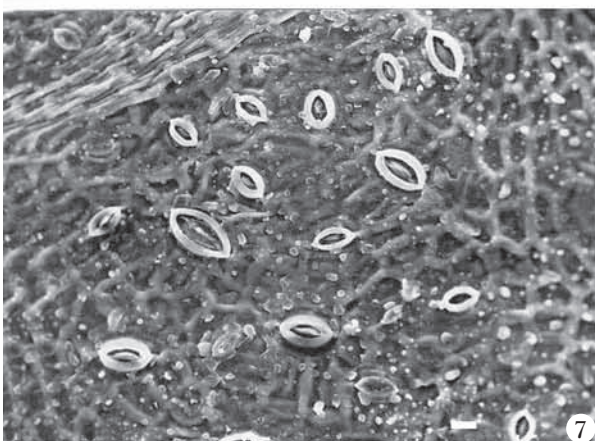
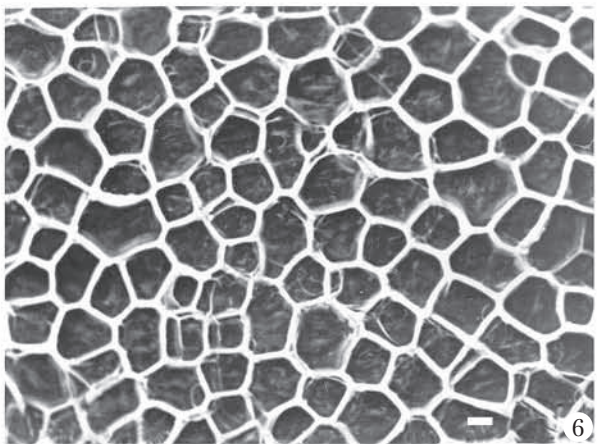
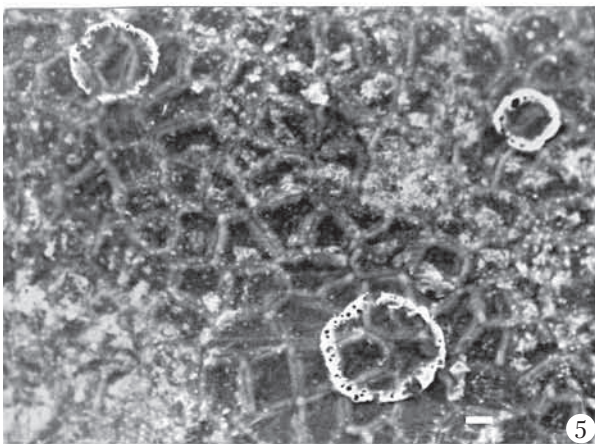
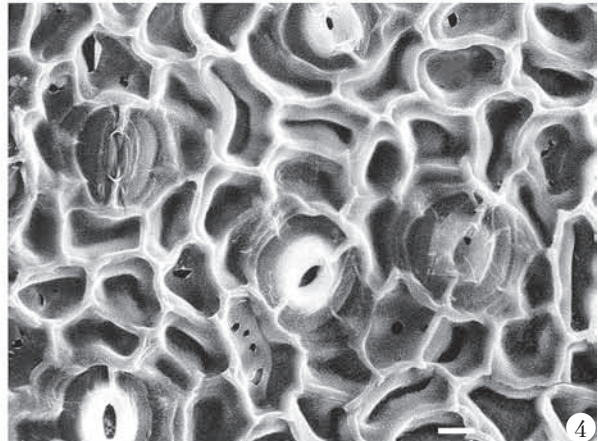
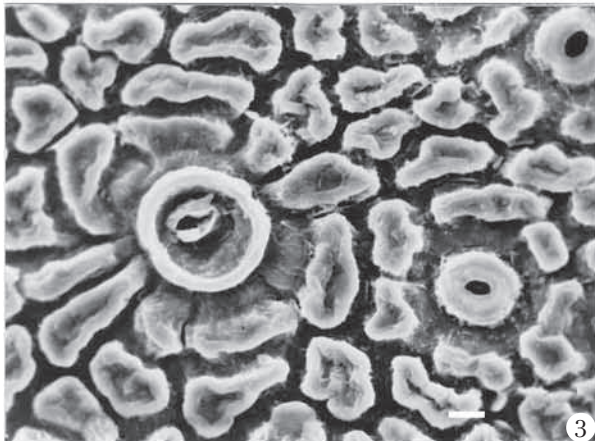
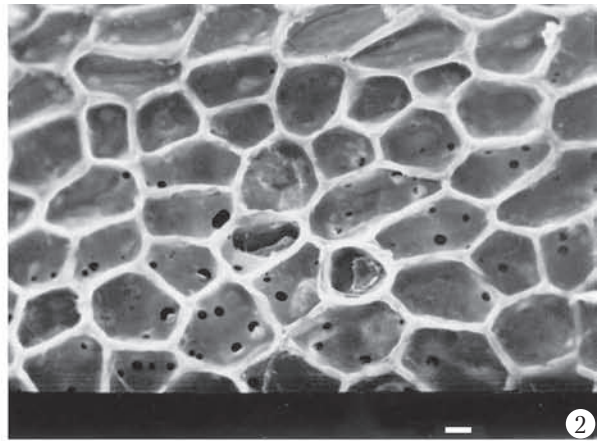
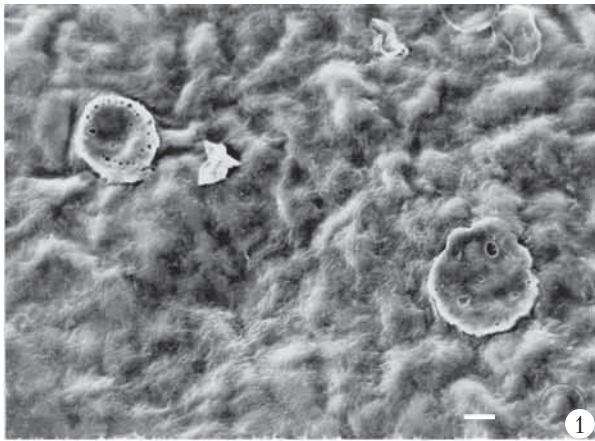
Фиг. 2–7. *Trochodendroides ananjevii* Golovni., Чулымо-Енисейская впадина, р. Кемь нижняя часть симоновской свиты, сеноман: кол. БИН 1531, Кемь: 2 – экз. БИН 1531/208, х 3; 3 – экз. ТГНУ 17/13, х 2, голотип; 4 – экз. БИН 1531/101; 5 – экз. БИН 1531/239; 6 – экз. БИН 1531/123; 7 – экз. БИН 1531/234.

#### Объяснение к таблице XV

Фиг. 1, 3, 5–8. Строение эпидермы *Cercidiphyllum magnificentum* Nakai, СЭМ: 1, 3 – верхняя кутикула изнутри, 1 – х 310, 3 – х 770; 5 – наружная папиллозная поверхность верхней кутикулы, х 35; 6 – нижняя кутикула снаружи, х 225; 7 – устьице изнутри, х 1050; 8 – устьице и папиллозные клетки, х 700.

Фиг. 2, 4. Строение эпидермы *Trochodendroides ananjevii* Golovni., экз. БИН 1531/234, СЭМ, отпечаток верхней кутикулы изнутри; видны прямые антиклинальные стенки и куполовидные папиллы посередине периклиальных стенок клеток: 2 – х 225; 4 – х 770.





Строение верхней эпидермы рода *Trochodendroides* впервые было исследовано у *T. ananjevii*. Она состоит из полигональных клеток неправильной формы, изодиаметрических или немного вытянутых, с прямыми или немного изогнутыми антиклинальными стенками. В центре каждой клетки находится небольшая куполовидная папилла около 5—8 мкм в диаметре (табл. XV, фиг. 2, 4) или же вся периклиальная поверхность клетки выпуклая, с неправильной формы вздутием. Наибольшее сходство с эпидермой этого вида имеет эпидерма листьев рода *Cercidiphyllum* (табл. XV, фиг. 1, 3, 5—8). У родов *Paliurus*, *Trochodendron* и *Zizyphus* верхняя эпидерма гладкая и не имеет каких-либо трихомных образований или специфического рельефа (табл. XVI, фиг. 1, 2, 5, 6). Сходство в строении эпидермы родов *Trochodendroides* и *Cercidiphyllum* свидетельствует о неправомерности отнесения ископаемых троходендрофиллов к современным родам *Paliurus* и *Zizyphus*.

**Материал и местонахождения.** Чулымо-Енисейская впадина, нижняя часть симоновской свиты, сеноман: колл. БИН № 1531, р. Кемь, экз. 101, 123, 129, 138, 182, 194, 197, 198, 202, 205, 207—211, 213—215, 222, 230, 234, 239.

**Распространение.** Чулымо-Енисейская впадина, чулымский флористический комплекс, сеноман.

### *Trochodendroides rostrata* Golovn. et P. Alekseev, sp. nov.

Табл. XVII, фиг. 1—10

**Название** — от *rostrum* (лат.) «клювовидный выступ».

**Голотип.** Колл. БИН № 1195, экз. 595, Чулымо-Енисейская впадина, р. Кия, нижняя часть симоновской свиты, сеноман. Табл. XVII, фиг. 1.

**Holotype.** Coll. BIN № 1195, spec. 595, Chulym-Yenisei depression, Kiya River, lower part of the Simonovo Formation, the Cenomanian. Pl. XVII, fig. 1.

**Diagnosis.** Leaves elliptical-ovate, ovate, rounded-ovate or lanceolate, with rounded, truncate or widely cuneate base and acute apex; margin dentate; teeth small, 0,5—2 mm in length, unequally developed, helmet-shaped, with attenuate rostrum at apex.

**Описание.** Листья цельные, продолговато-яйцевидной, эллиптической, ланцетной, реже округло-яйцевидной формы, 4—9 см длиной и 2—8 см шириной. Верхушка коротко заостренная или немного оттянутая. Основание ширококлиновидное, закругленное или срезанное. Наиболее широкая часть листа обычно приходится на его середину или на нижнюю треть его длины. Черешок длинный, составляет не менее ½ длины листа. Край мелкозубчатый. Зубцы частые, шлемовидные, косо вперед направленные, с оттянутыми, острыми, клювовидно изогнутыми верхушками и острыми, реже закругленными синусами, 0,5—2 мм высотой, более крупные в нижней части листа. Жилкование пальчатое, брехидродромное. От основания листа отходят три, реже пять базальных жилок. Внутренние базальные жилки изгибаются, поднимаются к верхушке листа и соединяются с ответвлениями средней жилки вблизи верхушки листа. Арена узкоэллиптической формы. Наружные базальные жилки несут базископические ответвления, которые образуют серию петель вдоль края листа. Третичное жилкование лестнично-сетчатое. Жилкование более высоких порядков не сохранилось.

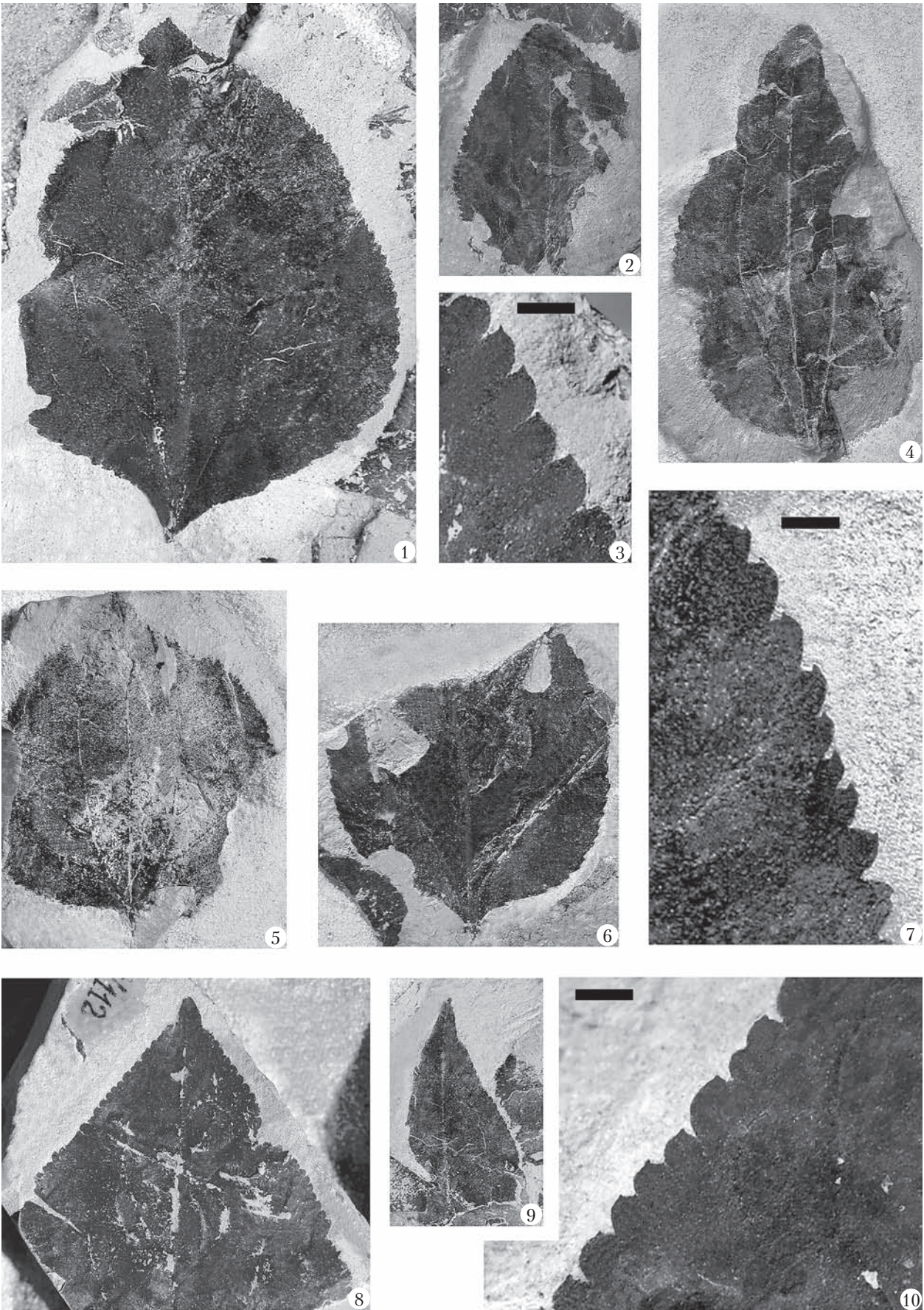
**Сравнение и замечания.** Листья *Trochodendroides rostrata* по морфологии и изменчивости листовых пластинок имеют значительное сходство с листьями *T. sibirica* (Tcherepnin) P. Alekseev, comb. nov. из антибесской флоры. Однако у *T. rostrata* преобладают морфотипы узкояйцевидной или эллиптической формы, а у *T. sibirica* морфотипы округлой или широкояйцевидной формы. Эти два вида различаются формой и размерами зубцов. Зубцы у листьев *T. rostrata* более мелкие и частые, шлемовидной формы, с острой, клювовидной верхушкой, а у *T. sibirica* — более крупные, треугольные, с притупленной верхушкой.

Сходная с *T. rostrata* форма зубцов наблюдается у *T. tiungensis*, но зубцы с клювовидно изогнутыми верхушками встречаются у этого вида только в нижней части пластинки. Кроме того, *T. tiungensis* отличается от *T. rostrata* формой листьев. Клювовидные зубцы характерны также для листьев

---

#### Объяснение к таблице XVI

Фиг. 1—4. Строение эпидермы *Trochodendron aralioides* C. et Z., СЭМ: 1 — верхняя кутикула снаружи, х 336; 2 — верхняя кутикула изнутри, х 336; 3 — нижняя кутикула снаружи, х 420; 4 — нижняя кутикула изнутри, х 420. Фиг. 5—8. Строение эпидермы *Zizyphus vulgaris* Lam., СЭМ: 5 — верхняя кутикула снаружи, х 280; 6 — верхняя кутикула изнутри, х 280; 7 — нижняя кутикула снаружи, х 280; 8 — нижняя кутикула изнутри, х 420.



*T. curvidens* (Heer) Golovn. et Budants. из позднеэоценовой флоры Шпицбергена (Буданцев, Головнёва, 2009), но этот вид имеет широкоэллиптическую форму листьев и сердцевидное основание.

**Материал и местонахождения.** Чулымо-Енисейская впадина, нижняя часть симоновской свиты, сеноман: колл. БИН № 1195, Кубаево, экз. 321, 361–377, 592, 595, 606, 626, 631; колл. БИН № 1531, р. Кемь, экз. 39.

**Распространение.** Чулымо-Енисейская впадина, чулымский флористический комплекс, сеноман.

***Trochodendroides kemensis* (Ananjev) Golovn., comb. nov.**

Табл. XIV, фиг. 1

***Zizyphus kemensis*** Ananjev, Ананьев А. Р. Остатки верхнемеловой и третичной флоры с р. Кеми, левого притока р. Енисей, Тр. Томск. ун-та, сер. геол., 1948, т. 99, с. 48, табл. 4, фиг. 3.

**Лектотип** (обозначенный здесь). Колл. ТНГУ № 17, экз. 15, Чулымо-Енисейская впадина, р. Кемь, симоновская свита, сеноман; Ананьев, 1948, табл. 4, фиг. 3. Табл. XIV, фиг. 1.

**Описание.** Лист эллиптический, с поврежденной верхушкой, 6 см длины и 3,5 см ширины, с ширококлиновидным основанием. Край городчато-пильчатый, в нижней части цельный. Зубцы частые, прижатые, 1–1,5 мм высотой. Жилкование пальчатое, брохидодромное. От основания отходят средняя и две базальные жилки, а также более тонкие жилки, которые петлевидно соединяются с базальными, образуя выше серию мелких петель, которые идут вдоль края. Третичное жилкование лестнично-сетчатое, очень тонкое.

**Сравнение и замечания.** Данные листья по форме пластинки имеют наибольшее сходство с листьями *T. rostrata*. Однако последние характеризуются зубцами с клювовидными верхушками. У *T. kemensis* зубцы мелкие и сохранились плохо, детали строения верхушки у них неясны.

**Материал и местонахождения.** Чулымо-Енисейская впадина, р. Кемь, симоновская свита, сеноман: колл. ТГУ № 17, экз. 15.

**Распространение.** Чулымо-Енисейская впадина, чулымский флористический комплекс, сеноман.

***Trochodendroides bajkovskae* (I. Lebed.) Golovn., comb. nov.**

***Cocculus bajkovskae*** I. Lebed., Лебедев И. В. Биостратиграфия мезозойских и третичных отложений Западной Сибири, 1962, с. 259, табл. 49, фиг. 6.

**Лектотип** (обозначенный здесь). Отпечаток листа, изображенный И. В. Лебедевым, 1962, табл. 49, фиг. 6, Чулымо-Енисейская впадина, р. Кас, верхняя часть симоновской свиты, турон. Место хранения неизвестно.

**Описание.** Листья эллиптические, с заостренной верхушкой и низбегающим клиновидным основанием. Край цельный. Черешок длинный, около 2 см длины и 0,7 мм ширины. Жилкование тройчато-пальчатое, брохидодромное. Боковые базальные жилки дуговидно изогнутые, отходят от средней под углом около 25° и сливаются со средней в верхней четверти длины листовой пластинки. Третичное жилкование очень тонкое, лестнично-сетчатое.

**Сравнение и замечания.** По удлинённой форме листа данный вид имеет сходство с *T. anajevii* и *T. kemensis* (Ananjev) Golovn., от которых отличается цельным краем листа. Последний признак служит отличием и от большинства других видов рода *Trochodendroides*, у которых цельнокрайными обычно бывают только отдельные мелкие листья.

**Материал и местонахождения.** Чулымо-Енисейская впадина, р. Кас, верхняя часть симоновской свиты, турон (Лебедев, 1962).

---

Объяснение к таблице XVII

Фиг. 1–10. ***Trochodendroides rostrata*** Golovn. et P. Alekseev, Чулымо-Енисейская впадина, р. Кия (1, 2, 4, 5–7, 9) и р. Кемь (3, 8, 10), нижняя часть симоновской свиты, сеноман: 1, 7 – экз. БИН 1195/595, голотип: 1 – х 2, 7 – строение края, длина масштабной линейки 1 мм; 2 – экз. БИН 1195/373; 3, 8, 10 – экз. БИН 1531/39: 3, 10 – зубцы с клювовидной верхушкой, длина масштабной линейки 1 мм, 8 – верхушка листа, х 1,5; 4 – экз. БИН 1195/365; 5 – экз. БИН 1195/370; 6 – экз. БИН 1195/321; 9 – экз. БИН 1195/374.

**Распространение.** Чулымо-Енисейская впадина, каский флористический комплекс, турон.

***Trochodendroides sibirica* (Tcherepnin) P. Alekseev, comb. nov.**

Табл. XVIII, фиг. 1–3, 5, 7–9

*Zizyphus sibiricus* Tcherepnin, Черепнин В. К. Новые данные о возрасте антибесской ископаемой флоры, Тр. конф. по изучению и освоению производительных сил Сибири, 1940, т. 2, с. 432, табл. 1, фиг. 5.

*Z. kolyomensis* auct. non Kryshht., Ананьев, 1955, с. 208, табл. 34, фиг. 3.

*Z. ajatensis* auct. non Vachrameev, Лебедев, 1962, с. 276, табл. 59, фиг. 2.

*Zizyphus* sp., Черепнин, 1940, с. 432, табл. 1, фиг. 6а, б.

*Trochodendroides arctica* auct. non (Heer) Berry, Хахлов, 1930, с. 5, табл. 1, фиг. 1. — Черепнин, 1940, с. 432, табл. 1, фиг. 1. — Ананьев, 1955, с. 206, табл. 35, фиг. 6, табл. 36, фиг. 1.

*T. elliptica* auct. non (Newb.) Kryshht., Лебедев, 1962, с. 257, табл. 48, фиг. 4.

*Populus zaddachii* auct. non Heer, Хахлов, 1930, с. 6, табл. 1, фиг. 2.

*P. burejensis* auct. non Rojarkova, Ананьев, 1955, с. 206, табл. 33, фиг. 2, 3.

*Paliurus colombii* auct. non Heer, Ананьев, 1955, с. 208, табл. 33, фиг. 4.

**Голотип.** Отпечаток листа, изображенный в работе В. К. Черепнина, 1940, табл. 1, фиг. 5. Западная Сибирь, Антибес, нижняя подсвита сымской свиты, коньяк-сантон(?). Место хранения неизвестно.

**Diagnosis emended.** Leaves ovate, rounded, elliptical, more rarely obovate with rounded, cordate, truncate or widely cuneate base and attenuate acute apex; margin dentate, sometimes entire; teeth 1–3 mm in length, triangular, with obtuse apex.

**Описание.** Листья яйцевидные, округлые, эллиптические, реже обратнойяйцевидные и поперечно-широкоовальные, 1,5–13 см длиной и 1–9 см шириной. Верхушка оттянутая, заостренная, реже закругленная или коротко заостренная. Основание срезанное или сердцевидное, реже закругленное или клиновидное. Наиболее широкая часть листа находится обычно на высоте  $\frac{1}{3}$  листовой пластинки. Чаще всего встречаются листья с оттянутой заостренной верхушкой и срезанным или сердцевидным основанием. Длина черешка составляет 0,5–0,8 длины листа. Край зубчатый, в основании пластинки цельнокрайный. Иногда встречаются полностью цельнокрайные экземпляры. Зубцы треугольные, косо вперед направленные, 1–3 мм высотой, с закругленными или притупленными верхушками. Жилкование пальчатое, брохидодромное. От основания листа отходят 3–5 базальных жилок. Внутренние базальные жилки изгибаются, поднимаются к верхушке листа и соединяются с ответвлениями средней жилки на уровне  $\frac{3}{4}$ – $\frac{5}{6}$  длины листа. Ареол узкоэллиптической формы. Наружные базальные несут базископические ответвления, которые образуют серию петель вдоль края листа. Третичное жилкование внутри ареолы лестнично-сетчатое, внутри петель сетчатое. Четвертичное жилкование неправильно-сетчатое.

**Сравнение и замечания.** Наиболее близким видом по форме листа и ее изменчивости является *T. zizyphoides* Budants. из турон-коньякских отложений Лено-Вилуйской впадины (Буданцев, 1968). Он отличается от *T. sibirica* более частыми и высокими зубцами, часто неравными по размеру и углу отхождения от края листа. У *T. sibirica* зубчатость равномерная и зубцы более широкие. Мелкие формы *T. zizyphoides* с неразвитыми зубцами могут быть почти неотличимы от листьев *T. sibirica*.

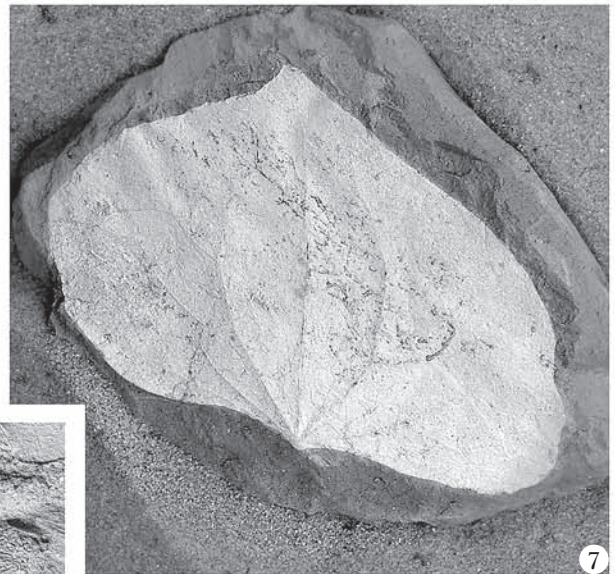
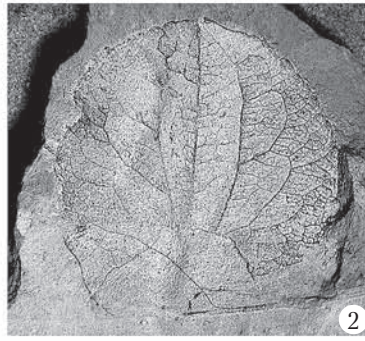
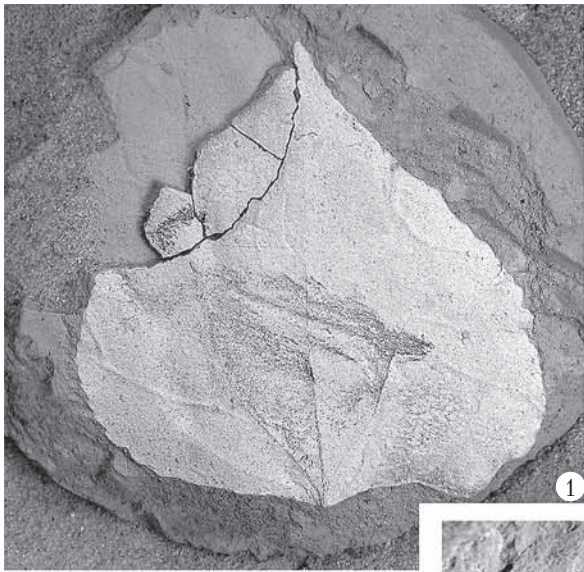
**Материал и местонахождения.** Чулымо-Енисейская впадина, нижняя часть сымской свиты, Антибес, коньяк-сантон: колл. БИН № 1546, экз. 1–36, 38–42, 44–52, 54–57, 60–62, 64, 65, 67–69, 72–80, 97, 102, 107, 123, 133, 184, 207, 216, 358, 373, 433–436, 438–447, 449–454, 456, 457, 460–478, 480–487, 488, 491–505, 507–510, 512–520, 833–857, 859–890, 892–895, 897–900, 938–940, 1016–1023, 1049, 1062, 1072, 1090–1095, 1194, 1195.

**Распространение.** Чулымо-Енисейская впадина, антибесский флористический комплекс, коньяк-сантон(?).

Объяснение к таблице XVIII

Фиг. 1–3, 5, 7–9. *Trochodendroides sibirica* (Tcherepnin) P. Alekseev: 1 — экз. БИН1546/1194; 2 — экз. БИН1546/62; 3 — экз. БИН1546/864; 5 — экз. БИН1546/1195, х 3; 7 — экз. БИН1546/874; 8 — экз. БИН1546/52; 9 — экз. БИН1546/890.

Фиг. 4, 6. *Nyssidium* sp.: 4 — экз. БИН1546/271, х 2; 6 — экз. БИН1546/1046, х 2.



### **Trochodendroides** sp. 3

Табл. XIX, фиг. 6

**Описание.** Листья мелкие, от 2 до 5 см длиной, округлой или поперечно-овальной формы, с закругленной верхушкой и ширококлиновидным основанием. Край цельный или волнистый. Жилкование пальчатое, 3–5-нервное, брохидодромное. Базальные жилки несут базископические ответвления, которые образуют серии петель, постепенно уменьшающихся к краю. Третичное жилкование полигонально-сетчатое.

**Сравнение и замечания.** Эти некрупные цельнокрайные листья имеют значительное сходство с мелкими листьями *T. arctica* (Heer) Berry из третичной флоры Гренландии, Шпицбергена и Северо-Востока России (Буданцев, Головнёва, 2009).

**Материал и местонахождения.** Чулымо-Енисейская впадина, р. Сым, верхняя часть сымской свиты, маастрихт: колл. БИН № 1532, экз. 18.

**Распространение.** Чулымо-Енисейская впадина, сымский флористический комплекс, маастрихт.

Род NYSSIDIDIUM Heer, 1870

**Nyssidium filatovii** (Saml.) Golovn., comb. nov.

Табл. XIX, фиг. 7–9

***Kenella filatovii*** Saml., Самылина В. А. Меловая флора Омсукчана, 1976, с. 94, табл. 48, фиг. 7-10, 11а, 13а.

**Голотип.** Колл. БИН № 511, экз. 24, бассейн р. Колымы, р. Сугой, омсукчанская свита, ранний-средний альб; Самылина, 1976, табл. 48, фиг. 9. Табл. XIX, фиг. 8.

**Описание.** Плоды удлинено-овальные или эллиптические, 13–16 мм длины и 4–6 мм в диаметре. Основание суженное, клиновидное, переходит в короткую ножку. Верхушка закругленная или коротко заостренная, с оттянутым острым изогнутым носиком 2–3 мм длины, который представляет собой остатки столбика. Поверхность плодов продольно-ребристая. На одном образце плод прикрепляется короткой ножкой к длинной слаборебристой оси. На другом 11 плодов расположены упорядоченно, как если бы они составляли кистевидное собрание, хотя сама ось скрыта в породе (табл. XIX, фиг. 7).

**Сравнение и замечания.** По своему строению и организации плодов в кисти данные остатки соответствуют диагнозу рода *Nyssidium*. Самылина (1976) считала, что они отличаются от плодов рода *Nyssidium* менее выпуклыми ребрами и более суженной верхушкой. Однако степень выпуклости ребер варьирует у разных видов *Nyssidium* и зависит от сохранности материала, а верхушкой Самылина считала вытянутую ножку плода. От *Nyssidium arcticum* (Heer) Iljinsk. данный вид отличается более острым изогнутым носиком на верхушке плода и более вытянутой формой плодов.

**Материал и местонахождения.** Бассейны р. Колымы, р. Сугой, омсукчанская свита, ранний-средний альб: колл. БИН № 518, экз. 118; колл. БИН № 510, экз. 5, 6; колл. БИН № 522, экз. 57–59; топтанская свита, средний альб: колл. БИН № 511, экз. 24, 25.

**Распространение.** Бассейн р. Колымы, буоркемюсский и топтанский флористические комплексы, ранний – средний альб.

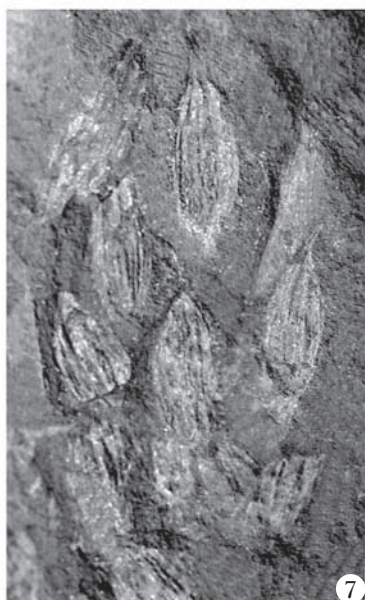
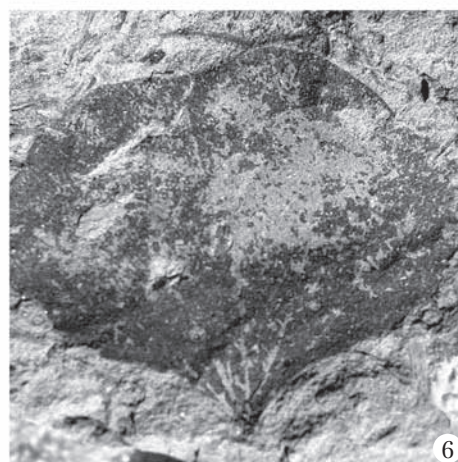
---

#### Объяснение к таблице XIX

Фиг. 1–5. *Alasia jacutensis* (Sveshn.) Golovn., мужские соцветия, Лено-Виллойская впадина, Виллой, т. 39, верхняя часть тимердяхской свиты, турон-коньяк: 1 – экз. БИН 1196/1291; 2, 5 – соцветие с раскрытыми чешуями, в пазухах которых видны собрания тычинок, экз. БИН 1196/1290, 5 – одна чешуя с тычинками, х 4,5; 3 – экз. БИН 1196/1690, 4 – экз. БИН 1196/1288.

Фиг. 6. *Trochodendroides* sp. 3, Чулымо-Енисейская впадина, р. Сым, верхняя часть сымской свиты, маастрихт, экз. БИН 1532/18, х 2,5.

Фиг. 7–9. *Nyssidium filatovii* (Saml.) Golovn., бассейны р. Колымы, р. Сугой, омсукчанская свита, ранний: 7 – соплодие на оси, экз. БИН 510/5, х 2; 8 – одиночный плод, экз. БИН 511/24, голотип, х 5; 9 – одиночный плод, экз. БИН 510/6, х 5.



## РАСПРОСТРАНЕНИЕ РОДА *TROCHODENDROIDES* В МЕЛОВЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ СИБИРИ

Род *Trochodendroides* появляется в геологической летописи в раннем — среднем альбе. На территории Сибири это хатырыкская флора Лено-Вилюйской впадины и буоркемюсская флора бассейна р. Колымы. В них обнаружены два вида: *T. potomacensis* и *T. buorensis*. Эти флоры характеризуются преобладанием раннемеловых таксонов: папоротников, гинкговых, чекановские, цикадофитов и хвойных. Цветковые растения составляют только небольшую часть этих флор и представлены мелколистными формами. Вид *T. potomacensis* был широко распространен в Северной Азии и Северной Америке. *T. buorensis* пока известен только из одного местонахождения на р. Зырянке. По сравнению с другими представителями цветковых род *Trochodendroides* является одним из наиболее часто встречающихся таксонов в отложениях этого возраста.

На границе среднего и позднего альба в большинстве флор Северной Азии наблюдаются значительные изменения систематического состава, связанные с вымиранием многих мезофитных групп и развитием цветковых растений. В позднем альбе Сибири достоверных находок рода *Trochodendroides* пока не известно. Это, вероятно, связано с ограниченным распространением флор данного возраста. В сеномане род *Trochodendroides* становится постоянным компонентом флор, хотя нигде пока не занимает доминирующего положения. В босхинской флоре Лено-Вилюйской впадины встречаются два вида: с округлыми листьями с цельным или слабогородчатым краем, описываемые под названием *Trochodendroides* sp. 1, и овальные листья, описываемые под названием *Trochodendroides* sp. 2. Недостаточно хорошая сохранность не позволила определить их более точно. В симоновской флоре Чулымо-Енисейской впадины род *Trochodendroides* представлен более разнообразно. Здесь встречаются три вида этого рода: *T. kemensis*, *T. ananjevii* и *T. rostrata*.

В туроне и коньяке во флорах Сибири представители рода *Trochodendroides* начинают доминировать вместе с различными представителями семейства платановых. В это время они достигают наибольшего разнообразия по количеству видов и по морфологии листовых пластинок (табл. 2). Так, в вилюйской флоре Лено-Вилюйской впадины описано 7 видов *Trochodendroides*. Среди них наиболее распространенным является *T. zizyphoides*. Он отличается высокой морфологической вариабельностью по сравнению с другими сибирскими видами рода. Для него характерны сердцевидные или овальные морфотипы. Узколистный формы представлены видами *T. budantsevii* и *T. beketovii*. Вид *T. intermedia* отличается крупными округлыми зубцами. Еще одним характерным видом является *T. heterophylla*, который имеет мелкие овальные листья с довольно плотной текстурой. Виды *T. vachra-meevii* и *T. tiungensis* являются редкими и пока известны только из одного местонахождения.

В Чулымо-Енисейской впадине в касской флоре туронского возраста доминируют платановые, а представители рода *Trochodendroides* встречаются довольно редко. Поэтому их морфология и изменчивость плохо изучены. В более молодой антибесской флоре (коньяк-сантон(?)) род *Trochodendroides* становится доминирующим элементом. Здесь он представлен только одним видом *T. sibirica*, для которого характерно высокое морфологическое разнообразие листовых пластинок.

К концу мела на территории Сибири наблюдается сокращение обилия и видового разнообразия рода *Trochodendroides*. В сымской флоре маастрихтского возраста род *Trochodendroides* представлен одним видом с мелкими округлыми, цельнокрайными листьями.

Таким образом, на протяжении мела род *Trochodendroides* был типичным представителем флор Сибирско-Канадской флористической области. Во флорах Северо-Востока России наблюдаются примерно те же закономерности в развитии рода, что и на территории Сибири. Листья *Trochodendroides* появляются в отложениях раннего — среднего альба во флорах буоркемюсского типа. В позднеальб-сеноманских флорах систематическое и морфологическое разнообразие рода невелико, а листья *Trochodendroides* встречаются нечасто. В туронских флорах обилие листьев этого рода увеличивается. Наибольшее систематическое и морфологическое разнообразие здесь достигается в коньяке, как и во флорах Сибири. Во многих местонахождениях этого возраста листья *Trochodendroides* могут доминировать. В сантон-кампане обилие и разнообразие рода вновь сокращаются. В это время преобладают узколистный ланцетные или овальные морфотипы, которые часто описываются под названием *Macclintockia*, *Zizyphus* или *Paliurus*. В маастрихтских и маастрихт-датских флорах род *Trochodendroides* вновь выходит на доминирующие позиции во флорах Северо-Востока (Головнёва, 1994).

В меловых отложениях Европы этот род пока не известен. Он появляется там только в палеогеновых флорах (Crane, 1984). В Туранской провинции, пограничной между Евро-Синийской и

Сибирско-Канадской флористическими областями, представители рода *Trochodendroides* редки на протяжении большей части мелового периода. В альб-сеноманских флорах Казахстана встречаются только мелкие овалы или ланцетные морфотипы, описываемые обычно в составе родов *Zizyphus* или *Paliurus* (Шилин, 1986). Возрастание роли рода *Trochodendroides* до положения субдоминанта наблюдается в двух туронских местонахождениях Нижнесырьдарьинского поднятия: Канказгане и Тюратаме. В сантон-кампане обилие рода снова уменьшается, хотя в некоторых флорах (Шах-шах) его листья продолжают постоянно встречаться.

Несмотря на обилие листьев *Trochodendroides* в позднемеловых сибирских флорах, ассоциирующиеся с ними генеративные органы встречаются довольно редко. Обычно это одиночные или соединенные по два плоды *Nyssidium* (табл. IX, фиг. 5; табл. XVIII, фиг. 4, 6). В разных местонахождениях они несколько различаются по размеру и форме, но выявить какие-либо диагностические признаки или связать их с конкретными видами *Trochodendroides* не представляется возможным. Плоды *Nyssidium filatovii* отличаются более узкой формой и более оттянутым изогнутым носиком. Остальные находки более или менее соответствуют диагнозу сборного вида *N. arcticum* (Heer) Pjinsk.

Мужские генеративные органы, ассоциирующиеся с листьями рода *Trochodendroides*, описаны под названием *Alasia* (Головнёва, 2006). К сожалению, принадлежность соцветий к конкретным видам, выделяемым по листьям, установить практически невозможно. В ископаемом состоянии соцветия *Alasia* встречаются еще реже, чем плоды *Nyssidium*. На территории Сибири они известны из отложений верхней части тимердянской свиты, откуда описан вид *Alasia jacutensis* (Sveshn.) Golovn.

Таблица 2

Распространение рода *Trochodendroides* в меловых отложениях Северной Азии

Возраст	Западная Сибирь	Восточная Сибирь	Бассейн р. Колымы
Маастрихт	<i>Trochodendroides</i> sp. 3		
Кампан			
Сантон			
Коньяк	<i>T. sibirica</i>	<i>T. beketovii</i> <i>T. budantsevii</i> <i>T. heterophylla</i> <i>T. intermedia</i>	
Турон	<i>T. bajkovskae</i>	<i>T. tiungensis</i> <i>T. vachrameevii</i> <i>T. zizyphoides</i>	
Сеноман	<i>T. kemensis</i> <i>T. ananjevii</i> <i>T. rostrata</i>	<i>Trochodendroides</i> sp. 1 <i>Trochodendroides</i> sp. 2	
Альб	поздний		
	средний	<i>T. potomacensis</i>	<i>T. potomacensis</i>
	ранний		<i>T. buorensis</i>

Род *Trochodendroides* — единственный представитель покрытосеменных растений, который появляется еще в раннем — среднем альбе, на эволюционном этапе мелколистных цветковых, и продолжает свое развитие в более поздних флорах. Исследование морфологии и строения эпидермы его листьев, а также структура ассоциирующихся генеративных органов свидетельствуют о значительном сходстве этого рода с современным родом *Cercidiphyllum*, что позволяет отнести его к семейству Cercidiphyllaceae. Это указывает на значительную древность данного семейства и его важную роль на ранних этапах эволюции цветковых растений.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 10-04-01174 и Программы Президиума РАН «Биоразнообразие».

## ЛИТЕРАТУРА

- Алексеев П. И. Позднемеловая флора местонахождения Антибес (Западная Сибирь) // Автореф. дисс. канд. биол. наук. СПб., 2010. 20 с.
- Ананьев А. Р. Остатки верхнемеловой и третичной флоры с р. Кеми, левого притока р. Енисей // Тр. Томск. ун-та. Сер. геол. 1948. Т. 99. С. 29–74.
- Ананьев А. Р. Антибесский комплекс // Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры Западной Сибири. М.: Госгеолтехиздат, 1955. С. 205–209.
- Байковская Т. Н. Верхнемеловые флоры Северной Азии // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 8. 1956. Вып. 2. С. 49–181.
- Байковская Т. Н. О верхнемеловых флорах Чулымо-Енисейского бассейна // Сб. «Памяти А. Н. Криштофовича». М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957. С. 65–99.
- Буданцев Л. Ю. Позднемеловая флора Вилюйской впадины // Ботан. журн. 1968. Т. 53. № 1. С. 3–16.
- Буданцев Л. Ю. Фитостратиграфические комплексы позднего мела Лено-Вилюйского и Чулымо-Енисейского бассейнов как основа для межрегионального сопоставления континентальных отложений // Стратиграфия нижнемеловых отложений нефтегазоносных областей СССР. Л.: Недра, 1979. С. 149–162.
- Буданцев Л. Ю. История арктической флоры эпохи раннего кайнофита. Л.: Наука, 1983. 156 с.
- Буданцев Л. Ю. Находка листьев *Macclintockia kovatschensis* в эоценовых отложениях Западной Камчатки // Ботан. журн. 1990. Т. 75. № 6. С. 851–858.
- Буданцев Л. Ю., Головнёва Л. Б. Палеогеновая флора Шпицбергена. СПб.: Марафон, 2009. 400 с.
- Буданцев Л. Ю., Мохов Е. Р. Морфологическая изменчивость листьев и таксономия рода *Trochodendroides* в раннеэоценовой флоре Западной Камчатки // Проблемы палеоботаники. Л.: Наука, 1986. С. 19–27.
- Вахрамеев В. А. Стратиграфия и ископаемая флора меловых отложений Западного Казахстана // Региональная стратиграфия СССР. Т. 1. М.: Изд-во АН СССР, 1952. 385 с.
- Вахрамеев В. А. Стратиграфия и ископаемая флора юрских и меловых отложений Вилюйской впадины и прилегающей части Приверхоянского прогиба // Региональная стратиграфия СССР. Т. 3. 1958. 137 с.
- Вахрамеев В. А., Пушаровский Ю. М. Новые данные о геологическом строении Вилюйской впадины и Приверхоянского краевого прогиба // Докл. АН СССР. 1952. Т. 84. № 2. С. 333–336.
- Вахрамеев В. А., Пушаровский Ю. М. О геологической истории Вилюйской впадины и прилегающей части Приверхоянского краевого прогиба в мезозойское время // Вопросы геологии Азии. Т. 1. 1954. С. 588–628.
- Герман А. Б., Лебедев Е. Л. Стратиграфия и флора меловых отложений Северо-Западной Камчатки. М.: Наука, 1991. 161 с. (Тр. Геол. ин-та АН СССР. Вып. 468).
- Головнёва Л. Б. Маастрихт-датские флоры Корякского нагорья // Тр. Ботан. ин-та РАН. 1994. Вып. 13. 147 с.
- Головнёва Л. Б. Листья *Liriodendropsis simplex* (Newb.) Newb. из меловых отложений Сибири // Палеонтол. журн. 2003. № 5. С. 1–9.
- Головнёва Л. Б. Фитостратиграфия и эволюция альб-кампанской флоры на территории Сибири // Меловая система России: проблемы стратиграфии и палеогеографии. СПбГУ, 2005. С. 177–197.
- Головнёва Л. Б. *Alasia* gen. nov. — мужские соцветия, связанные с листьями *Trochodendroides* (Cercidiphyllaceae) // Ботан. журн. 2006. Т. 91. № 12. С. 1898–1906.
- Головнёва Л. Б. Новый род платановых *Tasymia*, gen. nov. из турона Сибири // Палеонтол. журн. 2008. № 2. С. 86–95.
- Головнёва Л. Б., Щепетов С. В. Фитостратиграфия альб-сеноманских отложений бассейна р. Кия (Чулымо-Енисейский район Западно-Сибирской низменности) // Стратиграфия. Геол. корреляция. 2010. Т. 18. № 2. С. 51–63.

- Головнёва Л. Б., Сунь Г., Бугдаева Е. В. Кампанская флора Зее-Буреинского бассейна (поздний мел, Приамурье) // Палеонтол. журн. 2008. № 5. С. 96–107.
- Забалуев В. В. Геологическое строение центральной части Вилюйской синеклизы // Геология и нефтеносность Сибири и Дальнего Востока. Л.: Гостоптехиздат, 1960. С. 156–170.
- Забалуев В. В., Сластенов Ю. Л., Киричкова А. И., Буданцев Ю. Л. О возрасте и положении в разрезе аграфеновской свиты Вилюйской синеклизы и Приверхоанского прогиба // Геологическое строение и вопросы нефтегазоносности Якутской АССР. Л.: Гостоптехиздат, 1976. С. 163–168. (Тр. ВНИГРИ. Вып. 385).
- Ильинская И. А. *Prototrochodendroides* Budants. et Kiritchk. // Ископаемые цветковые растения СССР. Л.: Наука, 1974а. Т. 1. С. 107–109.
- Ильинская И. А. *Trochodendrales* // Ископаемые цветковые растения СССР. Л.: Наука, 1974б. Т. 1. С. 112–115.
- Ильинская И. А. *Trochodendroides* // Ископаемые цветковые растения СССР. Л.: Наука, 1974в. Т. 1. С. 115–122.
- Ильинская И. А. *Nyssidium* // Ископаемые цветковые растения СССР. Л.: Наука, 1974г. Т. 1. С. 123–124.
- Ильинская И. А. *Cercidiphyllum* // Ископаемые цветковые растения СССР. Л.: Наука, 1974д. Т. 1. С. 124–128.
- Ильинская И. А. *Cocculus* // Ископаемые цветковые растения СССР. Л.: Наука, 1974е. Т. 1. С. 90–94.
- Кириллов А. С. О стратиграфическом разрезе меловых отложений в бассейне р. Кии // Вестник Зап.-Сиб. геол. управления. 1948. Вып. 2. С. 15–27.
- Киричкова А. И. Фитостратиграфия и флора юрских и нижнемеловых отложений Ленского бассейна. Л.: Недра, 1985. 223 с.
- Киричкова А. И., Буданцев Л. Ю. Новая находка нижнемеловой флоры с покрытосеменными в Якутии // Ботан. журн. 1967. Т. 52. № 7. С. 937–945.
- Киричкова А. И., Сластёнов Ю. А. Стратиграфия и флора нижнемеловых отложений р. Леписке (Западное Приверхоанье) // Геология и нефтегазоносность Западной Якутии. Л.: Недра, 1966. С. 118–121.
- Красилов В. А. Цагаянская флора Амурской области. М.: Наука, 1976. 92 с.
- Красилов В. А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М.: Наука, 1989. 264 с.
- Красилов В. А., Макулбеков Н. М. Субкрустации растений // Палеонтол. журн. 1996. № 2. С. 125–128.
- Криштофович А. Н. Ископаемые флоры Пенжинской губы, оз. Тастах и хр. Рарыткин // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. 1958. Сер. 8. Вып. 3. С. 73–124.
- Криштофович А. Н., Байковская Т. Н. Верхнемеловая флора цагаяна в Амурской области // Криштофович А. Н. Избр. труды. Т. 3. М., Л.: Наука, 1966. С. 134–320.
- Лебедев И. В. Меловая система // Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры Западной Сибири. М.: Госгеолтехиздат, 1955а. С. 183–186.
- Лебедев И. В. Касский комплекс // Атлас руководящих форм ископаемых фауны и флоры Западной Сибири. М.: Госгеолтехиздат, 1955б. С. 196–205.
- Лебедев И. В. Верхнемеловые растения // Биостратиграфия мезозойских и третичных отложений Западной Сибири. Л.: Гостоптехиздат, 1962. С. 237–282. (Тр. СНИИГГиМС. Вып. 22).
- Попов Г. Г. Зырянский каменноугольный бассейн // Геология месторождений угля и горючих сланцев СССР. Т. 10. М.: Госгеолтехиздат, 1962. С. 32–105.
- Решение 5-го Межведомственного регионального стратиграфического совещания по мезозойским отложениям Западно-Сибирской равнины (Тюмень, 14–18 мая 1990 г.). Объяснит. зап. к регион. стратиграф. схемам мезозоя Западно-Сибирской равнины, принятым МРСС-90 14–18 мая 1990 г. и утвержденным МСК СССР 30 января 1991 г. Тюмень: ЗапСибНИГНИ, 1991. 53 с.
- Самылина В. А. Покрытосеменные из нижнемеловых отложений Колымы // Ботан. журн. 1960. Т. 45. № 3. С. 335–352.
- Самылина В. А. Мезозойская флора левобережья р. Колымы (Зырянский угленосный бассейн). Часть I. Хвощевые, папоротники, цикадовые и беннеттитовые // Тр. БИН АН СССР. Сер. 8. Вып. 5. 1964. С. 39–80.
- Самылина В. А. Мезозойская флора левобережья р. Колымы (Зырянский угленосный бассейн). Часть II. Гинкговые. Хвойные. Общие главы // Тр. БИН АН СССР. Сер. 8. Вып. 6. 1967. С. 133–166.

- Самылина В. А. Раннемеловые флоры Северо-Востока СССР (к проблеме становления флор кайнофита). Л.: Наука, 1974. 56 с. (XXVII Комаровские чтения).
- Самылина В. А. Меловая флора Омсукчана. Л.: Наука, 1976. 206 с.
- Самылина В. А. Аркагалинская стратифлора Северо-Востока Азии. Л.: Наука, 1988. 133 с.
- Свешникова И. Н. Позднемеловые хвойные Советского Союза. I. Ископаемые хвойные Вилюйской синеклизы // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. 1967. Сер. 8. Вып. 4. С. 177–204.
- Филиппова Г. Г. Меловые растения из бассейна рек Паляваам и Яблон // Колыма. 1972. № 7. С. 43–46.
- Филиппова Г. Г., Абрамова Л. Н. Позднемеловая флора Северо-Востока России. М.: Недра, 1993. 348 с.
- Хахлов В. А. Остатки третичной флоры с разреза Антибес // Изв. Зап.-Сиб. отд. Геол. ком. 1930. Сер. 10. Вып. 2. С. 37–46.
- Черепнин В. К. Новые данные о возрасте антибесской ископаемой флоры покрытосемянных растений // Тр. конф. по изуч. и освоению производит. сил Сибири. 1940. Т. 2. С. 431–442.
- Шилин П. В. Позднемеловые флоры Казахстана: систематический состав, история развития, стратиграфическое значение. Алма-Ата: Наука, 1986. 200 с.
- Щепетов С. В., Алексеев П. И., Головнева Л. Б. Особенности захоронения растительных остатков в местонахождении Антибес (верхний мел, Западная Сибирь) // Ботан. журн. 2009. Т. 94. № 6. С. 857–866.
- Alekseev P. I. Genus *Liriodendrites* in Cretaceous and Early Paleogene Floras of Northern Asia // Paleont. Jour. 2009. Vol. 43. № 10. P. 1181–1189.
- Bell W. A. Uppermost Cretaceous and Paleocene floras of Western Alberta // Bull. Canada Geol. Surv. 1949. № 13. P. 1–231.
- Bell W. A. Lower Cretaceous floras of Western Canada // Mem. Canada Geol. Surv. 1956. Vol. 285. P. 1–331.
- Berry E. W. The flora of Woodbine Sand at Arthur Bluff, Texas // U. S. Geol. Surv. Prof. Pap. 1922. № 129-G. P. 153–180.
- Berry E. W. Tertiary floras from British Columbia // Canada Dep. Mines Geol. Surv. Bull. 1926. Vol. 42. P. 91–116.
- Berry E. W. A preliminary contribution to the floras of the Whitemud and Ravenscrag Formation // Canada Geol. Surv. Mem. 1935. № 182. P. 1–65.
- Brown R. W. Fossil leaves, fruits, and seeds of *Cercidiphyllaceae* // J. Paleontol. 1939. Vol. 13. P. 485–499.
- Chandler M. E. J. The lower Tertiary floras of southern England. Vol. 1. London: British Mus. Nat. History, 1961. 354 p.
- Chandrasekharam A. Megafossil flora from the Genessee locality, Alberta, Canada // Palaeontographica. Abt. B. 1974. Bd 147. P. 1–41.
- Crabtree D. R. Angiosperms of the northern Rocky Mountains: Albian to Campanian (Cretaceous) megafossil floras // Annals of the Missouri Botanical Garden. 1987. Vol. 74. P. 707–747.
- Crane P. R. A re-evaluation of *Cercidiphyllum*-like plant fossils from the British early Tertiary // Bot. J. Linn. Soc. 1984. Vol. 89. P. 199–230.
- Crane P. R. Paleobotanical evidence on the early radiation of nonmagnoliid dicotyledons // Pl. Syst. Evol. 1989. Vol. 162. P. 165–191.
- Crane P. R., Stockey R. A. Growth and reproductive biology of *Joffrea speirsii* gen. et sp. nov., a *Cercidiphyllum*-like plant from the Late Paleocene of Alberta, Canada // Can. J. Bot. 1985. Vol. 63. № 2. P. 340–364.
- Crane P. R., Manchester S. R., Dilcher D. L. Reproductive and vegetative structure of *Nordenskioldia* (Trochodendraceae), a vesselless dicotyledon from the early Tertiary of the Northern Hemisphere // Amer. J. Bot. 1991. Vol. 78. № 10. P. 1311–1334.
- Golovneva L. B., Oskolski A. A. Infructescences of *Cathiaria* gen. nov. from the Late Cretaceous of North Kazakhstan and Siberia (Russia) // Acta Palaeobotanica. 2007. Vol. 47. № 1. P. 57–87.
- Heer O. Die fossile Flora der Polarländer enthaltend die in Nordgrönland, auf der Melville-Insel, im Banksland, am Mackenzie, in Island und in Spitzbergen entdeckten fossilen Pflanzen. // Flora fossilis arctica. Zürich: Druck und Verlag von Friedrich Schulthess, 1868. Bd 1. 192 p.
- Hickey L. J. Stratigraphy and paleobotany of the Golden Valley Formation (early Tertiary) of western North Dakota // Geol. Soc. Amer. Mem. 1977. Vol. 150. 181 p.
- Hollick A. The Upper Cretaceous floras of Alaska // U. S. Geol. Surv. Prof. Paper. 1930. Vol. 159. P. 1–119.
- Hollick A. The Tertiary floras of Alaska // U. S. Geol. Surv. Prof. Pap. 1936. Vol. 182. P. 1–185.

- Jähnichen H., Mai D. H., Walther H. Blätter und Früchte von *Cercidiphyllum* Siebold et Zuccarini im mitteleuropäischen Tertiär // Schriften. Geol. Wiss. 1980. Bd 16. S. 357–399.
- Knowlton F. H. Fossil flora of Yellowstone National Park // U. S. Geol. Surv. Mon. 1899. Vol. 32. P. 651–882.
- Krassilov V. A., Golovneva L. B. Inflorescence with tricolpate pollen grains from the Cenomanian of Tschulym-Yenisey Basin, West Siberia // Rev. Palaeobot. Palynol. 2001. Vol. 115. P. 99–106.
- Lebedev E. L. New late Albian angiosperms from the Okhotsk-Chukotka volcanogenic belt // Paleontol. Jour. 1995. Vol. 29. № 1A. P. 74–86.
- Lesquereux L. Contributions to the fossil flora of the Western Territories. Part I. Cretaceous flora // U. S. Geol. and Geograph. Surv. Vol. of the Territories. 1874. Report 6. P. 1–136.
- Lesquereux L. Contributions to the flora of the Western territories. II. The Tertiary flora // U. S. Geol. Surv. Terr. Rep. 1878. Vol. 7. P. 1–366.
- Manchester S. R., Meyer H. W. Oligocene fossil plants of the John Day Formation, Fossil, Oregon. Oregon Geol. 1987. Vol. 49. P. 115–127.
- Manchester S. R., Crane P. R., Dilcher D. L. *Nordenskioldia* and *Trochodendron* (Trochodendraceae) from the Miocene of northwestern North America // Bot. Gaz. 1991. Vol. 152. N 3. P. 357–368.
- Newberry J. S. Description of fossil plants collected by Mr. George Gibbs, geologist of the U.S. Northwest Boundary Commission under Mr. Archibald Campbell, U. S. Commissioner // Boston J. Nat. Hist. 1863. Vol. 7. P. 506–524.
- Newberry J. S. The later extinct floras of North America. A posthumous work edited by A. Hollick // U. S. Geol. Surv. Mon. 1898. Vol. 35. P. 1–295.
- Seward A. C., Conway V. Additional Cretaceous plants from western Greenland // Kungl. Svenska Vetenskap. Akaadem. Handl. Ser. 3. 1935. Vol. 15. № 3. P. 1–41.
- Tanai T. The revision of the so-called “*Cercidiphyllum*” leaves from the Paleocene of north Japan // J. Fac. Sci. Hokkaido Univ. Ser. 4. 1981. Vol. 19. P. 451–484.
- Wang H., Dilcher D. L. Early Cretaceous angiosperm leaves from the Dakota Formation, Braun Ranch locality, Kansas, USA // Palaeontographica. Abt. B. 2006. Bd 273. Lfg. 4–6. P. 101–137.
- Wang H., Dilcher D. L. Late Cretaceous angiosperm leaves from the Courtland clay pit, Minnesota, USA // Palaeontographica. Abt. B. 2009. Bd 281. Lfg. 4–6. P. 143–177.
- Ward L. E. Synopsis of the flora of the Laramie group // U. S. Geol. Surv. Ann. Rep. 1886. Vol. 6.
- Ward L. F. The Potomac Formation // U. S. Geol. Surv. 15<sup>th</sup> Annual Report. 1895. P. 307–397.
- Ward L. F. Status of the Mesozoic floras of the United States // U. S. Geol. Surv. Monogr. 1905. Vol. 48. P. 1–616.
- Wolf J. A. Tertiary plants from the Cook Inlet region, Alaska // U. S. Geol. Surv. Prof. Pap. 1966. Vol. 398B. P. 1–32.

## **THE GENUS *TROCHODENDROIDES* BERRY IN THE CRETACEOUS FLORAS OF SIBERIA**

**L. B. Golovneva, P. I. Alekseev**

*Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg*

Seventeen species of the genus *Trochodendroides* and one species of the genus *Nyssidium* are described from the Albian-Maastrichtian deposits of the Chulym-Yenisei depression (Western Siberia), Lena-Vilyui depression (Eastern Siberia) and Kolyma River basin. The study of recently collected materials and the revision of previous data allow us to describe 4 new species (*T. buorensis* Golovn., sp. nov., *T. beketovii* Golovn., sp. nov., *T. rostrata* Golovn. et P. Alekseev, sp. nov.), and to offer 6 new combinations (*T. tiungensis* (Budants.) Golovn., comb. nov., *T. heterophylla* (Budants.) Golovn., comb. nov., *T. kemensis* (Ananjev) Golovn., comb. nov., *T. sibirica* (Tcherepnin) P. Alekseev, comb. nov., *T. bajkovskae* (I. Lebed.) Golovn., comb. nov., *T. gromovii* (E. Lebed.) Golovn., comb. nov.). New names were proposed for two species (*T. budantsevii* Golovn., nom. nov., *T. ananjevii* Golovn., nom. nov.). The morphological diversity, variability and value of different characters for the effective distinction of the species are discussed. The epidermal features were first examined for *T. heterophylla* and *T. ananjevii*. They most closely resemble the epidermal features of *Cercidiphyllum*.

The genus *Trochodendroides* first appeared in Siberia in the early-middle Albian as a minor component of the conifer-dominated Mesophytic floras. The determination of this genus is verified by the findings of *Nyssidium* fruits. During the Late Cretaceous, the genus *Trochodendroides* was a common floristic member present in of the Siberian-Canadian phythogeographic region. The systematic and morphology diversity of *Trochodendroides* was comparatively low in the late Albian–Cenomanian, and the findings of these leaves are rare. The abundance of *Trochodendroides* leaves increased in the Turonian and the Coniacian. During the Coniacian, this genus reached the highest systematic and morphologic diversity (the Antibes and the Vilyui floras). In the Santonian-Campanian, the abundance of *Trochodendroides* leaves was decreasing again. In this time, the lanceolate or narrow-ovate leaf morphotypes were most common. They were often described as *Macclintockia*, *Zizyphus* or *Paliurus*. Genus *Trochodendroides* is not represented in the Cretaceous deposits of Europe and first appeared there in the Tertiary. This genus is rare in the Late Cretaceous deposits of the Turan province near the boundary between Siberian-Canadian and Euro-Sinian phythogeographic regions.