

РАЗНООБРАЗИЕ МИКРОСТРОБИЛОВ СЕМЕЙСТВА PINACEAE В БАЛТИЙСКОМ ЯНТАРЕ (ПОЗДНИЙ ЭОЦЕН)

П. И. Алексеев, А. А. Гниловская

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург

Анализ изменчивости пыльцевых шишек (микростробилов) из балтийского янтаря позволил выявить 4 вида рода *Pinus*: *P. wredeana* (Goerrp. et Berendt) Casp., *P. reichiana* (Goerrp. et Berendt) Conw., *P. kleinii* Conw. и *P. multicellularis* Casp. et Klebs. Таксономическая принадлежность микростробила *Piceites schenkii* Casp. et Klebs осталась неясной. Показана эффективность применения факторного анализа для разделения таксонов, изменчивость которых перекрывается по нескольким признакам. Полученные данные говорят в пользу того, что источником смолы, из которой образовался янтарь, были сосны.

Ключевые слова: балтийский янтарь, микростробилы, Pinaceae, поздний эоцен

ВВЕДЕНИЕ

Пыльцевые шишки (микростробилы) хвойных регулярно встречаются как инклюзы в балтийском янтаре. В большинстве случаев они относятся к семействам Cupressaceae или Pinaceae. Их определение даже до рода является непростой задачей, поскольку шишки имеют не так уж много морфологических признаков, а оба этих семейства имели высокое таксономическое разнообразие в эоценовой флоре Прибалтики. Кроме обычных в настоящее время родов сосновых *Pinus* L., *Picea* A. Dietr., *Abies* Mill. и *Larix* Mill., в центральной Европе вплоть до миоцена присутствовали *Tsuga* Carrière, *Cedrus* Trew, *Cathaya* Chun et Kuang и *Keteleeria* Carrière (Grimsson, Zetter, 2011). В настоящее время сосновые рассматриваются как один из наиболее вероятных продуцентов балтийского янтаря, поскольку в нем часто встречаются фрагменты и отпечатки их древесины (Goerpert, Menge, 1883; Conwentz, 1890; Schubert, 1961). Определение таксономической принадлежности пыльцевых шишек сосновых также важно для решения вопроса о растении — продуценте янтаря, поскольку из-за относительно крупных размеров микростробила не могли уноситься далеко от материнского растения. Кроме того, у многих сосновых (в том числе у родов *Picea*, *Pinus*) они развиваются в нижней части кроны (Farjon, 1990), что еще больше уменьшает возможности для их переноса. Поэтому высока вероятность того, что смола, в которую они попадали, выделялась их материнским растением.

Микростробилы сосновых имеют размеры от 0,5 до 5–7 см и состоят из оси, к которой спирально прикреплены микроспорофиллы, каждый из которых несет два пыльцевых мешка. Апикальная часть микроспорофилла — надсвязник — у некоторых родов сосновых имеет чешуевидную форму и отогнут к вершине шишки для защиты пыльцевых мешков до их созревания. В балтийском янтаре регулярно попадают относительно крупные пыльцевые шишки сосновых 1–2 см в длину с многочисленными, тесно сидящими микроспорофиллами, имеющими чешуевидные надсвязники. Большинство экземпляров различаются друг от друга незначительно, в основном характером расчленения верхнего края надсвязника, что говорит об их принадлежности к одной группе растений. Из современных родов сосновых микростробилы похожей морфологии имеются только у *Pinus* и *Picea*. Они похожи между собой и широко перекрываются по отдельным признакам. Неудивительно, что вопрос о том, к какому из этих родов относятся пыльцевые шишки сосновых из янтаря, долгое время был дискуссионным.

ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ МИКРОСТРОБИЛОВ ИЗ ЯНТАРЯ

Впервые пыльцевые шишки сосновых из балтийского янтаря были описаны Генрихом Гёппертом, который описал два вида: *Abietites reichianus* Goerrp. et Berendt и *Abietites wredeanus* Goerrp. et Berendt (Goerpert, Berendt, 1845). При этом второй вид он ошибочно описал как ювенильные женские шишки, и эта ошибка закрепилась в литературе до настоящего времени (Czeczott, 1961). Гёпперт сравнивает микростробилы из янтаря с микростробилами современных видов ели и сосны и отмечает их сходство

с обоими родами. В более поздней работе (Goepfert, Menge, 1883) он относит эти два вида к роду *Abies* и описывает третий вид — *Abies elongata* Goerr. et Menge. Необходимо заметить, что в тот период времени пихта и ель рассматривались в составе одного рода, а сосна считалась отдельным родом. То есть, в данном случае, пыльцевые шишки из янтаря сближались Гёппертом с микростробилами ели. Ученик Гёпперта — Хьюго Конвенц — имел другой взгляд на видовое разнообразие и таксономическую принадлежность пыльцевых шишек сосновых из янтаря (Conwetz, 1890). Он переводит их в род *Pinus*, при этом три вида, описанные Гёппертом, Конвенц объединяет под названием *P. reichiana* (Goerr. et Berendt) Conw. Кроме этого он описывает два новых вида пыльцевых шишек: *P. schenkii* Conw. и *P. kleinii* Conw. В монографии Роберта Каспари и Рихарда Клебса (Caspary, Klebs, 1907) большая часть микростробиллов сосновых из янтаря также отнесены к роду *Pinus*. Авторы упоминают пять видов: *P. wredeana* (Goerr. et Berendt) Casp., *P. reichiana* (Goerr. et Berendt) Conw., *P. multicellularis* Casp. et Klebs, *P. schumanii* Casp., и *P. kleinii* Conw. Кроме того, эти авторы описывают новый вид пыльцевых шишек *Piceites schenkii* Casp. et Klebs, который, по их мнению, похож на микростробиллы рода *Picea* (вид *Pinus schenkii* Conw. не является синонимом, так как описан на другом материале). В дальнейшем из балтийского янтаря не было описано новых таксонов микростробиллов сосновых, поэтому по последним опубликованным данным таксономическое разнообразие микростробиллов сосновых ограничивается шестью видами *Pinus* и одним видом *Piceites* (Czeczott, 1961).

Из-за разночтений в определении объема видов разными авторами и трудности в различении микростробиллов *Pinus* и *Picea* необходима ревизия видов и разработка новых подходов для определения таксономической принадлежности образцов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Нами был детально изучен заключенный в балтийский янтарь микростробил (БИН 1581/115), который отнесен к виду *Pinus wredeana* (Goerr. et Berendt) Casp. Образец происходит из Пальменикенского месторождения балтийского янтаря (пос. Янтарный, Калининградская область). Здесь янтарь залегает в нижних слоях прусской свиты, которые датируются приабомом (Aleksandrova, Zarozhnetz, 2008). Фотографии образца были получены с помощью бинокля Zeiss Stemi 2000-C с камерой AxioCam ICc3 и обработаны в программе Helicon Focus.

Для сравнения нами была изучена морфология микростробиллов 11 современных видов ели и 19 видов сосны (*Picea abies* (L.) H. Karst., *Picea asperata* Mast., *Picea engelmannii* Parry ex Engelm., *Picea gemmata* Rehder et E.H. Wilson, *Picea glauca* (Moench) Voss, *Picea likiangensis* var. *montigena* (Mast.) W. C. Cheng, *Picea mariana* (Mill.) Britton, Sterns et Poggenb., *Picea neoveitchii* Mast., *Picea obovata* Ledeb., *Picea purpurea* Mast., *Picea schrenkiana* Fisch. et C. A. Mey., *Picea jezoensis* var. *komarovii* (V. N. Vassil.) W. C. Cheng et L. K. Fu., *Picea nigra* (J. F. Arnold) Link, *Pinus banksiana* Lamb., *Pinus coulteri* Lamb. ex D. Don, *Pinus densiflora* Siebold et Zucc., *Pinus luchuensis* Mayr, *Pinus massoniana* D. Don, *Pinus montezumae* Lamb., *Pinus mugo* Turra, *Pinus nigra* J. F. Arnold, *Pinus resinosa* Aiton, *Pinus sylvestris* var. *hamata* Steven, *Pinus thunbergii* Parl., *Pinus uncinata* Raymond ex A. DC., *Pinus yunnanensis* Franch., *Pinus armandii* Franch., *Pinus bungeana* Zucc. ex Endl., *Pinus koraiensis* Siebold et Zucc., *Pinus pumila* (Pall.) Regel, *Pinus strobus* L., *Pinus peuce* Griseb.). В роде *Pinus* мы отдельно анализировали подроды *Pinus* и *Strobus* (Gernant et al., 2005). Пыльцевые шишки современных видов сосновых изучались по материалу, собранному с растений, произрастающих в дендрарии Ботанического сада Ботанического института им. В. Л. Комарова (БИН РАН), в дендрарии Калининградского ботанического сада, а также по образцам из гербария БИН РАН (LE).

Для разделения родов *Pinus* и *Picea* по признакам строения пыльцевых шишек был использован факторный анализ, который проводился с использованием программы Statistica 6.0. Была построена матрица данных, которая включала следующие признаки: длина и ширина пыльцевой шишки (мм); число микроспорофиллов; форма надсвязника (зубчатая, чешуевидная, шиповидная). Значения параметров, используемые при анализе, были отмасштабированы таким образом, чтобы дисперсии всех параметров стали одинаковыми (и равными 1). Одинаковая дисперсия всех исследуемых параметров необходима для корректного сравнения их значимости. Для отмасштабированных значений параметров был выполнен факторный анализ с выделением 2 главных компонентов и вращением осей по методу «варимакс». Вместе со значениями факторов, в статистической программе были определены коэффициенты, используемые для расчета значений факторов по значениям параметров. Абсолютные значения этих коэффициентов показывают, насколько тот или иной параметр значим для определения рода исследуемого объекта. На основе полученных коэффициентов были построены

формулы для расчета значений факторов по исходным (немасштабированным) значениям параметров объектов. Затем в матрицу признаков для современных видов мы добавили признаки отдельных экземпляров микростробилос сосновых из сукцинита.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Изученный нами микростробил БИН 1581/115 имеет довольно крупные размеры — 16 мм в длину и 5 мм в ширину (табл. I, фиг. 2–4). Его основание закрыто почечными чешуями, имеющими отчетливую продольную штриховатость и бахромчатые края. Их наличие показывает, что в каждой почке развивался только один микростробил. Данный образец имеет 110 микроспорофиллов с крупными чешуевидными надсвязниками, верхний край которых волнистый с выступающими отдельными мелкими зубчиками. Поверхность надсвязников имеет характерную ячеисто-ребристую структуру. Морфологические признаки позволяют отнести этот образец к *Pinus wredeana* (Goerpp. et Berendt) Casp. (табл. II, фиг. 1). Такие же признаки имеет и изученный нами образец 4052 из коллекции Музея янтаря г. Калининграда (табл. I, фиг. 1), а также образцы, фотографии которых представлены в атласе включений из балтийского янтаря (Weitschat, Wichard, 1998, с. 49, fig. e, f, g), что говорит об их принадлежности к тому же виду.

Сравнение различных видов микростробилос сосновых, описанных из балтийского янтаря (табл. II), показывает, что отличия между разными экземплярами невелики, и они относятся к одной близкородственной группе растений. Это касается как образцов, изученных в XIX — начале XX веков, так и новых образцов из коллекций, собранных за последние десятилетия. Исключением является вид *Piceites schenkii*, который описан по единственному экземпляру и значительно выделяется из общей массы пыльцевых шишек (табл. II, фиг. 6). Проблема определения пыльцевых шишек из сукцинита на родовом уровне заключается в том, что, несмотря на явное сходство с родом *Pinus*, часть образцов может быть отнесена к роду *Picea*. Больше всего это касается образцов с надсвязником, расчлененным на длинные зубцы, так же, как у всех исследованных нами видов ели. Поэтому полезными оказались результаты факторного анализа, представленные на рисунке 1.

На диаграмме разными значками отображены позиции современных и «янтарных» видов сосновых. Расположение современных видов на диаграмме показало, что один из выделенных признаков коррелирует с родовой принадлежностью. Положительные значения фактора соответствуют елям, отрицательные — соснам. Результаты анализа позволяют различать современные виды ели и сосны (рис. 1), при этом пыльцевые шишки из балтийского янтаря находятся в группе видов рода *Pinus*.

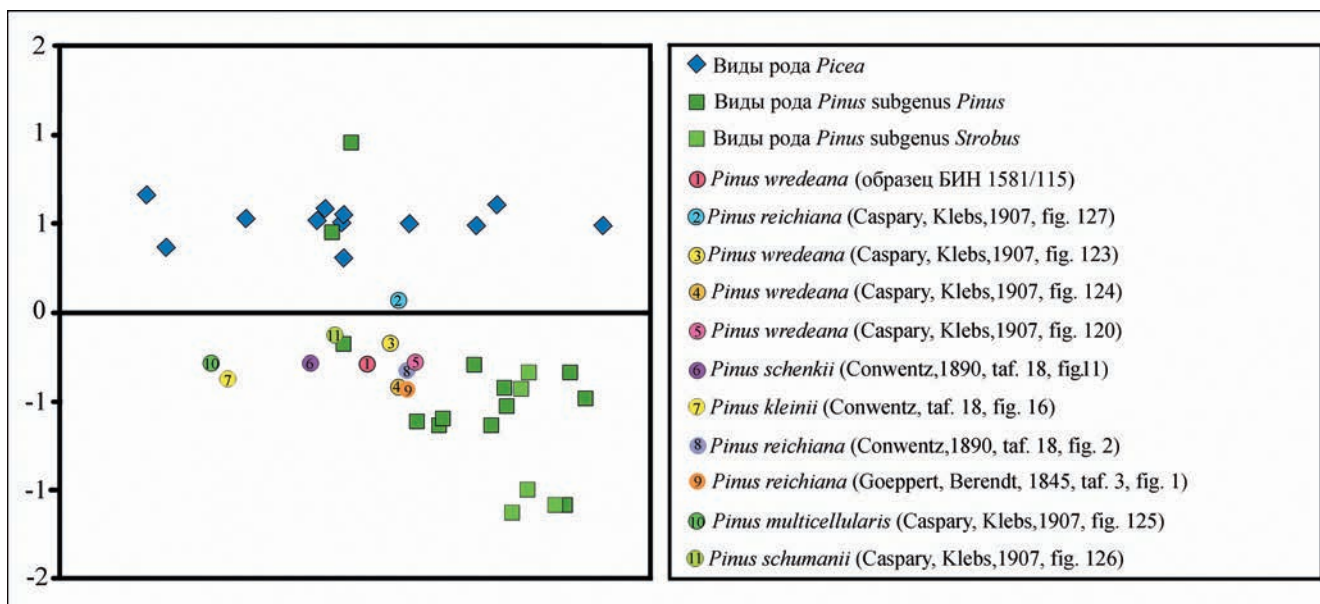


Рис. 1. Результаты факторного анализа морфологии пыльцевых шишек современных видов *Picea* и *Pinus* и видов пыльцевых шишек из балтийского янтаря.

Fig. 1. The results of factor analysis of pollen cones morphology for recent *Pinus* and *Picea* species and for species from Baltic amber.

При этом распределение пыльцевых шишек из янтаря на диаграмме показывает наличие не одного, а нескольких видов. Такой вывод хорошо согласуется с данными о присутствии нескольких видов *Pinus*, описанных из янтаря по листьям (Conwentz, 1890).

Анализ показал, что наиболее значимыми для различения микростробиллов сосны и ели являются следующие признаки: длина пыльцевой шишки (52%), форма пыльцевой шишки (49%) и форма надсвязника (38%).

По нашему мнению первоначальное разделение пыльцевых шишек на виды с рассеченным надсвязником (*P. reichiana*) и мелкозубчатым надсвязником (*P. wredeana*) вполне оправдано и соответствует межвидовым различиям у современных сосен. Хотя результаты проведенного факторного анализа не показывают отчетливого разделения этих видов (рис. 1). Мы относим к виду *P. wredeana* большинство экземпляров микростробиллов из янтаря, а его синонимами считаем виды *Abies elongata*, *P. schenkii* и *P. schumanii* (табл. II, фиг. 1, 4, 5, 9), которые не имеют отличий (табл. 1).

Таблица 1

Таксономическое разнообразие пыльцевых шишек сосновых из балтийского янтаря по данным разных авторов

Goeppert, Berendt, 1845	Goeppert, Menge, 1883	Conwentz, 1890	Caspary, Klebs, 1907	данная работа
<i>Abietites reichianus</i>	<i>Abies reichiana</i>	<i>Pinus reichiana</i>	<i>Pinus reichiana</i>	<i>Pinus reichiana</i>
<i>Abietites wredeanus</i>	<i>Abies wredeana</i>		<i>Pinus wredeana</i>	<i>Pinus wredeana</i>
	<i>Abies elongata</i>	<i>Pinus schenkii</i>		
			<i>Pinus multicellularis</i>	<i>Pinus multicellularis</i>
		<i>Pinus kleinii</i>	<i>Pinus kleinii</i>	<i>Pinus kleinii</i>
			<i>Piceites schenkii</i>	<i>Piceites schenkii</i>

Еще два вида — *P. kleinii* и *P. multicellularis* — по результатам анализа находятся рядом друг с другом, но в стороне от основной группы микростробиллов из янтаря (рис. 1). Между собой эти виды различаются по форме надсвязника и числу микроспорофиллов (табл. II, фиг. 4, 8), поэтому мы не объединяем их, а рассматриваем как отдельные виды.

Таксономическое положение еще одного вида сосновых, описанного как *Piceites schenkii*, остается неизвестным (табл. II, фиг. 6). На его принадлежность к сосновым указывает спиральное прикрепление микроспорофиллов и наличие двух пыльцевых мешков у каждого из них. Этот вид имеет надсвязник треугольной формы, а отдельные микроспорофиллы расположены на оси более разреженно, чем у *Pinus* или *Picea*. По этим признакам *Piceites schenkii* напоминает пыльцевые шишки *Cathaya*, но имеет слишком маленькие размеры, чтобы его можно было отнести к данному роду.

СИСТЕМАТИКА
Семейство PINACEAE
Род PINUS L., 1753
Pinus wredeana (Goepp. et Berendt) Casp.
Табл. I, фиг. 1–4, табл. II, фиг. 1, 5, 7, 9

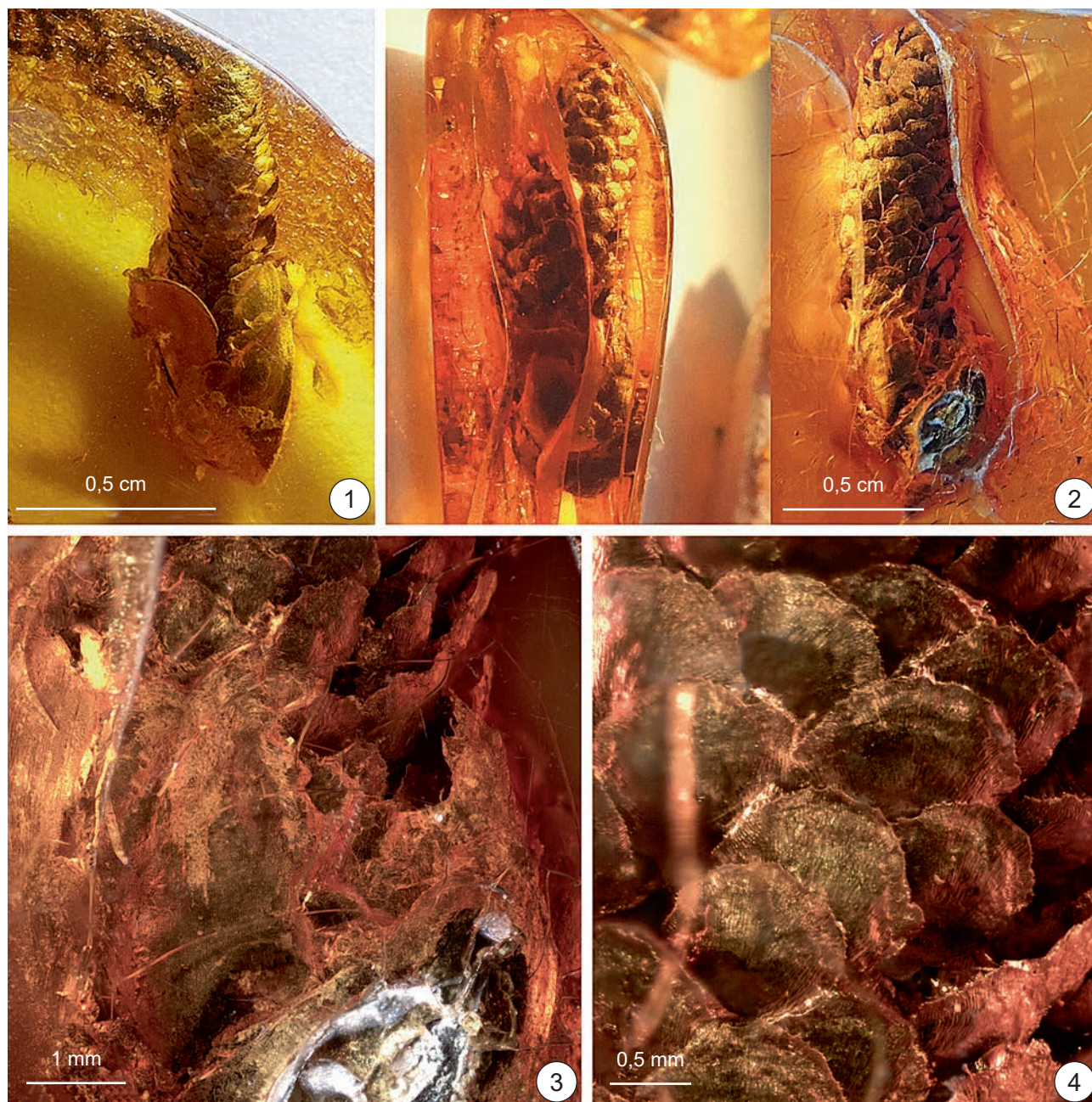
Pinus wredeana (Goepp. et Berendt) Casp.: Caspary, Klebs, 1907, S. 154, Taf. XXVIII, Fig. 120–124.

Abietites wredeanus Goepp. et Berendt: Goeppert, Berendt, 1845, S. 97, Taf. III, Fig. 4, 5.

Abies elongata Goepp. et Menge: Goeppert, Menge, 1883, S. 38, Taf. XIV, Fig. 142–144.

Pinus schenkii Conw.: Conwentz, 1890, S. 76, Taf. XVIII, Fig. 10, 11.

Pinus schumanii Casp. et Klebs: Caspary, Klebs, 1907, S. 160, Taf. XXIX, Fig. 126.



Пыльцевые шишки *Pinus wredeana* (Гоерр. et Берендт) Касп. из балтийского янтаря, Калининградская область, поздний эоцен. Экземпляр 4052 из Музея янтаря г. Калининграда (1) и экземпляр БИН 1581/115 (2–4): 1 – общий вид микростробила; 2 – вид микростробила с двух сторон; 3 – почечные чешуи микростробила; 4 – чешуевидные надсвязники микроспорofilлов.

Pinus wredeana (Goepp. et Berendt) Casp. pollen cones from Baltic amber, Kaliningrad region, the late Eocene. Specimen 4052 from Kaliningrad amber museum (1) and specimen BIN 1581/115 (2–4): 1 – general view of pollen cone; 2 – two views of pollen cone; 3 – bud scales; 4 – scale-like microsporophylls.

Голотип. Образец, изображенный в работе Goepfert, Berendt, 1845, Taf. III, Fig. 1, 2. Музей университета Гумбольдта, Берлин (?). Восточная Пруссия, поздний эоцен.— Табл. II, фиг. 1.

Holotype. The specimen, figured in Goepfert, Berendt, 1845, Taf. III, Fig. 1, 2. Natural History museum of the Humboldt-University, Berlin (?). Eastern Preussen, late Eocene. — Pl. II, fig. 1.

Pinus reichiana (Goepf. et Berendt) Conw.

Табл. II, фиг. 2, 3, 10

Pinus reichiana (Goepf. et Berendt) Conw.: Conwentz, 1890, S. 74, Taf. XVIII, Fig. 1—4; Caspary, Klebs 1907, S. 162, Taf. XXIX, fig. 127.

Abietites reichianus Goepf. et Berendt: Goepfert, Berendt, 1845, S. 96. Taf. III, Fig. 4, 5.

Голотип. Образец, изображенный Goepfert, Berendt, 1845, Taf. III, Fig. 4, 5. Музей университета Гумбольдта, Берлин (?). Восточная Пруссия, поздний эоцен.— Табл. II, фиг. 2.

Holotype. The specimen, figured in Goepfert, Berendt, 1845, Taf. III, Fig. 4, 5. Natural History museum of the Humboldt-University, Berlin (?). Eastern Preussen, late Eocene. — Pl. II, fig. 2.

Pinus multicellularis Casp. et Klebs

Табл. II, фиг. 4

Pinus multicellularis Casp. et Klebs: Caspary, Klebs, 1907, S. 159, Taf. XXVIII, Fig. 125.

Голотип. Образец, изображенный Caspary, Klebs, 1907, Taf. XXVIII, Fig. 125. Музей университета Гумбольдта, Берлин (?). Восточная Пруссия, поздний эоцен. — Табл. II, фиг. 4.

Holotype. The specimen, figured in Caspary, Klebs, 1907, Taf. XXVIII, Fig. 125. Natural History museum of the Humboldt-University, Berlin (?). Eastern Preussen, late Eocene. — Pl. II, fig. 4.

Pinus kleinii Conwentz

Табл. II, фиг. 8

Pinus kleinii Conwentz: Conwentz, 1890, S. 78, Taf. XVIII, Fig. 15—17.

Голотип. Образец, изображенный Conwentz, 1890, Taf. XVIII, Fig. 15—17. Музей университета Гумбольдта, Берлин (?). Восточная Пруссия, поздний эоцен.— Табл. II, фиг. 8.

Holotype. The specimen, figured by Conwentz, 1890, Taf. XVIII, Fig. 15—17. It is deposited in Natural History museum of the Humboldt-University, Berlin (?). Eastern Preussen, late Eocene. — Pl. II, fig. 8.

ВЫВОДЫ

Результаты наших исследований подтверждают, что основная масса пыльцевых шишек сосновых из балтийского янтаря принадлежит нескольким видам рода *Pinus*. Чаще всего встречаются экземпляры вида *P. wredeana* (Goepf. et Berendt) Casp. Заметно реже встречается вид *Pinus reichiana*, который имеет рассеченные на острые зубцы надсвязники, а виды *Pinus kleinii* и *Pinus multicellularis* известны всего по одному экземпляру.

То, что в янтаре преобладают пыльцевые шишки *Pinus*, является еще одним доводом в пользу того, что основным источником смолы, из которой образовался сукцинит, была сосна (возможно несколько видов этого рода). Таксономическая принадлежность микростробила, описанного как *Piceites schenkii* пока остается невыясненной, хотя его принадлежность к семейству Pinaceae очень вероятна.

Проделанная нами работа показала, что использование факторного анализа оказалось полезным для разделения таксонов, в случае, когда их изменчивость перекрывается по отдельным признакам.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают искреннюю благодарность сотрудникам БИН РАН Евгении Савельевне Чавчавадзе и Людмиле Владимировне Орловой за помощь и советы в изучении микростробилов Pinaceae. Отдельно авторы благодарят Андраника Рафаэловича Манукяна за помощь в исследовании ян-

таря из фондов Музея янтаря города Калининграда. Исследования были выполнены при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, проект № 14-04-00262.

ЛИТЕРАТУРА

- Александрова Г. Н., Запорожец Н. И. Палинологическая характеристика верхнемеловых и палеогеновых отложений запада Самбийского полуострова (Калининградская область). Статья 1. // Стратиграфия. Геологическая корреляция. 2008. Т. 16. № 3. С. 75–96.
- Caspary R., Klebs R. Die Flora des Bernsteins und anderer fossiler Harze des Ostpreußischen Tertiärs. Berlin. 1907. 182 S.
- Conwentz H. Die flora des Bernsteins, zweiter Band: Die Angiospermen des Bernsteins. Danzig. 1886. 140 S.
- Conwentz H. Monographie der Baltischen Bernsteinbaume. Danzig. 1890. 151 S.
- Czeczott H. The flora of the Baltic amber and its age. // Prace museum ziemi. Wydawnictwa geologiczne. 1961. Vol. 4. P. 119–145.
- Farjon A. Pinaceae. Drawings and descriptions of the genera *Abies*, *Cedrus*, *Pseudolarix*, *Keteleeria*, *Nothotsuga*, *Tsuga*, *Cathaya*, *Pseudotsuga*, *Larix* and *Picea*. Koeltz scientific books. FRG. 1990. 330 p.
- Gernandt D., Lopez G., Garsia S., Liston A. Phylogeny and classification of *Pinus* // Taxon. 2005. Vol. 54 (1). P. 29–42.
- Goeppert H. R., Berendt G. C. Der Bernstein und die in ihm befindlichen Pflanzenreste der Vorwelt. Berlin. 1845. 126 S.
- Goeppert H. R., Menge A. Die Flora des Bernsteins und ihre Beziehungen zur Flora der Tertiärformation und der Gegenwart. Band 1. Von den Bernstein-Coniferen, insbesondere auch in ihren Beziehungen zu den Coniferen der Gegenwart. Danzig. 1883. 63 S.
- Grimmson F., Zetter R. Combined LM and SEM study of the Middle Miocene (Sarmatian) palynoflora from the Lavanttal Basin, Austria. Part II. Pinophyta (Cupressaceae, Pinaceae and Sciadopityaceae) // Grana. 2011. Vol. 50. P. 262–310.
- Schubert K. Neue Untersuchungen über Bau und Leben der Bernsteinkiefern (*Pinus succinifera* (Conw.) emend. Schubert). Hannover. 1961. 149 S.
- Weitschat W., Wichard W. Atlas der Pflanzen und Tiere in Baltischen Bernstein. München. 1998. 256 S.

THE DIVERSITY OF PINACEAE POLLEN CONES FROM BALTIC AMBER (LATE EOCENE)

P. I. Alekseev, A. A. Gnilovskaja

Komarov Botanical institute RAS, St.Petersburg

The analysis of morphological variability of Pinaceae pollen cones from Baltic amber confirms the presence of four *Pinus* species: *P. wredeana* (Goepp. et Berendt) Casp., *P. reichiana* (Goepp. et Berendt) Conw., *P. kleinii* Conw and *P. multicellularis* Casp. et Klebs. The taxonomical position of *Piceites schenkii* Casp. et Klebs is remain unclear. The factor analysis was efficient for separation of taxa with overlapping features. New data confirm that ancient *Pinus* species were source of resin transformed in Baltic amber.

ТАБЛИЦА II

Разнообразие пыльцевых шишек семейства сосновых из балтийского янтаря по работам немецких авторов XIX — начала XX века. Восточная Пруссия, поздний эоцен.

- 1 — *Pinus wredeana* (Goepp. et Berendt) Casp., общий вид микростробила и отдельный надсвязник, по Goeppert, Berendt, 1845, Taf. 3, Fig. 1, 2 (голотип).
- 2 — *Pinus reichiana* (Goepp. et Berendt) Conw., общий вид микростробила и отдельный надсвязник, по Goeppert, Berendt, 1845, Taf. 3, Fig. 4, 5 (голотип).
- 3 — *Pinus reichiana* (Goepp. et Berendt) Conw., общий вид микростробила и форма надсвязника, по Caspary, Klebs, 1907, Taf. XXIX, Fig. 127.
- 4 — *Pinus wredeana* (Goepp. et Berendt) Casp., общий вид микростробила и форма надсвязника (описан как *Pinus multicellularis* Casp. et Klebs), по Caspary, Klebs, 1907, Taf. XXVIII, Fig. 125 (голотип).
- 5 — *Pinus wredeana* (Goepp. et Berendt) Casp. (описан как *Pinus schenkii* Conw.), общий вид микростробила, по Conwentz, 1890, Taf. XVIII, Fig. 10, 11.
- 6 — *Piceites schenkii* Casp. et Klebs., общий вид микростробила и форма надсвязника, по Caspary, Klebs, 1907, Taf. XXIX, Fig. 128.
- 7 — *Pinus wredeana* (Goepp. et Berendt) Casp. (описан как *Pinus schumanii* Casp.), общий вид микростробила и форма надсвязника, по Caspary, Klebs, 1907, Taf. XXIX, Fig. 126.
- 8 — *P. kleinii* Conw., общий вид микростробила и форма надсвязника, по Conwentz, 1890, Taf. XVIII, Fig. 15, 16, 17 (голотип).
- 9 — *Pinus wredeana* (Goepp. et Berendt) Casp. (описан как *Abies elongata* Goepp. et Menge), общий вид микростробила, по Goeppert, Menge, 1883, Taf. XIV, Fig. 142–144.
- 10 — *Pinus reichiana* (Goepp. et Berendt) Conw., общий вид микростробила и форма надсвязника, по Conwentz, 1890, Taf. XVIII, Fig. 1, 2.

PLATE II

Morphological variety of Pinaceae pollen cones from Baltic amber according to works of German scientists, XIX–XX centuries, Eastern Preussia, the late Eocene.

- 1 — *Pinus wredeana* (Goepp. et Berendt) Casp., general view and single scale of, according to Goeppert, Berendt, 1845, Taf. 3, Fig. 1, 2 (holotype).
- 2 — *Pinus reichiana* (Goepp. et Berendt) Conw., general view and single scale of, according to Goeppert, Berendt, 1845, Taf. 3, Fig. 4, 5 (holotype).
- 3 — *Pinus reichiana* (Goepp. et Berendt) Conw., general view and scale of shape, according to Caspary, Klebs, 1907, Taf. XXIX, Fig. 127.
- 4 — *Pinus multicellularis* Casp. et Klebs., general view and scale of shape, according to Caspary, Klebs, 1907, Taf. XXVIII, Fig. 125 (holotype).
- 5 — *Pinus wredeana* (Goepp. et Berendt) Casp. (was described as *Pinus schenkii* Conw.), general view of pollen cone, according to Conwentz, 1890, Taf. XVIII, Fig. 10, 11.
- 6 — *Piceites schenkii* Casp. et Klebs., general view and scale of shape, according to Caspary, Klebs, 1907, Taf. XXIX, Fig. 128.
- 7 — *Pinus wredeana* (Goepp. et Berendt) Casp. (was described as *Pinus schumanii* Casp.), general view and scale of shape, according to Caspary, Klebs, 1907, Taf. XXIX, Fig. 126.
- 8 — *P. kleinii* Conw., general view and scale of shape, according to Conwentz, 1890, Taf. XVIII, Fig. 15, 16, 17 (holotype).
- 9 — *Pinus wredeana* (Goepp. et Berendt) Casp., general view of pollen cone (was described as *Abies elongata* Goepp. et Menge), according to Goeppert, Menge, 1883, Taf. XIV, Fig. 142–144.
- 10 — *Pinus reichiana* (Goepp. et Berendt) Conw., general view and scale of shape, according to Conwentz, 1890, Taf. XVIII, Fig. 1, 2.

