

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. В. Л. КОМАРОВА

ПАЛЕОБОТАНИКА

Том 12

Санкт-Петербург
«Марафон»
2021

ISSN 2218-7235

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE

PALAEOBOTANY

Volume 12

Editor-in-Chief

Lina Golovneva, Komarov Botanical Institute, St. Petersburg, Russia, golovneva@binran.ru

Editorial Board

Eugenia Bugdaeva, Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity, Vladivostok, Russia

Aleksey Gomankov, Komarov Botanical Institute, St. Petersburg, Russia

Dmitry Gromyko, Komarov Botanical Institute, St. Petersburg, Russia

Tatyana Kodrul, Geological Institute, Moscow, Russia

Jiří Kvaček, National Museum, Prague, Czech Republic

Natalya Nosova, Komarov Botanical Institute, St. Petersburg, Russia

Alexei Oskolski, University of Johannesburg, South Africa

Sergey Snigirevsky, St. Petersburg State University, Russia

Sun Ge, Paleontological Museum of Liaoning, China

Publisher

Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences

Prof. Popov str. 2, St. Petersburg, 197376, Russia

Publishing house

Limited Liability Company "Publishing and printing firm "MARAPHON"

Journal website: <http://www.binran.ru/journals/paleobotanika>

PALAEOBOTANY is a peer-reviewed international journal publishing original papers on the morphology, anatomy and systematics of fossil plants as well as papers on palaeogeography and palaeoclimatology. The journal is an ideological successor of the "Palaeobotanica" series, which was published as a part of the *Acta Institutum Botanicum nomine V. L. Komarov Academiae Scientiarum URSS* since 1956 to 1967.

Languages: English, Russian.

© Komarov Botanical Institute, Russian Academy of Sciences, 2021

© Authors, 2021

ПАЛЕОБОТАНИКА

Том 12

Главный редактор

Лина Головнева, Ботанический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия, golovneva@binran.ru

Редакционная коллегия

Евгения Бугдаева, Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, Владивосток, Россия

Алексей Гоманьков, Ботанический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

Дмитрий Громько, Ботанический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

Татьяна Кодрул, Геологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

Иржи Квачек, Национальный Музей Праги, Чешская Республика

Наталья Носова, Ботанический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

Алексей Оскольский, Университет Йоханнесбурга, ЮАР

Сергей Снигиревский, Санкт-Петербургский Государственный Университет, Россия

Сунь Ге, Палеонтологический музей Ляонина, Китай

Учредитель

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
ул. проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия

Издательство

ООО «ИПФ „Марафон“»

Сайт в интернете: <http://www.binran.ru/journals/paleobotanika>

ПАЛЕОБОТАНИКА – международный рецензируемый журнал, публикующий результаты научных исследований по морфологии, анатомии и систематике ископаемых растений, а также по палеогеографии и палеоклиматологии. Журнал является идейным продолжением серии «Палеоботаника», которая выходила в составе Трудов Ботанического института АН СССР с 1956 по 1967 г.

Языки публикаций: английский и русский.

СОДЕРЖАНИЕ

Снигиревский С. М., Любарова А. П. Коллекции ископаемых растений Н. С. Сنيгиревской в Ботаническом институте им. В.Л. Комарова РАН; с очерком ее жизни и деятельности	5
Грабовский А. А. Род <i>Arctopteris</i> (Pteridaceae) в меловых флорах Северо-Востока России	34
Богданова Я. О., Карцева Л. А. Строение эпидермы листьев современных гнетовых (<i>Gnetum</i> L.) и среднеюрских беннеттитовых (<i>Nilssoniopteris</i> Nathorst и <i>Ptilophyllum</i> Morris)	56
Бэрри К. Восточно-азиатская – восточно-североамериканская дизъюнкция в видовом комплексе <i>Onoclea sensibilis</i> : викариантность или перипатрия?	88

CONTENTS

Snigirevsky S. M., Lyubarova A. P. The N. S. Snigirevskaya's collections of fossil plants in Komarov Botanical Institute with an account of her life and work	5
Grabovskiy A. A. Genus <i>Arctopteris</i> (Pteridaceae) in the Cretaceous floras of the Northeast of Russia	34
Bogdanova I. O., Kartseva L. A. Leaf epidermal structure of extant gnetales (<i>Gnetum</i> L.) and the Middle Jurassic bennettitales (<i>Nilssoniopteris</i> Nathorst and <i>Ptilophyllum</i> Morris)	56
Berry K. East asian-eastern north american disjunction in the <i>Onoclea sensibilis</i> species complex: vicariance or peripatry?	88

**THE N. S. SNIGIREVSKAYA'S COLLECTIONS OF FOSSIL PLANTS
IN KOMAROV BOTANICAL INSTITUTE
WITH AN ACCOUNT OF HER LIFE AND WORK**

S. M. Snigirevsky^{1,2}, A. P. Lyubarova²

¹*Saint Petersburg State University, Institute of Earth Sciences, St. Petersburg, Russia, s.snigirevsky@spbu.ru*

²*Komarov Botanical Institute RAS, St. Petersburg, Russia*

**КОЛЛЕКЦИИ ИСКОПАЕМЫХ РАСТЕНИЙ Н. С. СНИГИРЕВСКОЙ
В БОТАНИЧЕСКОМ ИНСТИТУТЕ ИМ. В.Л. КОМАРОВА РАН;
С ОЧЕРКОМ ЕЕ ЖИЗНИ И ДЕЯТЕЛЬНОСТИ**

С. М. СНИГИРЕВСКИЙ^{1,2}, А. П. ЛЮБАРОВА²

¹*Санкт-Петербургский государственный университет, Институт наук о Земле,
Санкт-Петербург, Россия, s.snigirevsky@spbu.ru*

²*Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия*

Abstract. A catalogue of fossil plants collected and/or described by the famous Russian palaeobotanist, an employee of the Komarov Botanical Institute RAS, Natalia Snigirevskaya is presented. The materials are stored in the Laboratory of Palaeobotany of the BIN RAS. References are provided to publications based on these collections. The catalogue is accompanied by images of some holotypes made with modern equipment. A short essay on the life and work of Natalia Snigirevskaya precedes the catalogue.

Key words: palaeobotany, catalogue of fossil plants, Palaeozoic, Mesozoic, Komarov Botanical Institute RAS, N. S. Snigirevskaya.

Резюме. Публикуется каталог коллекций ископаемых растений, собранных и/или обработанных известным российским палеоботаником, сотрудником Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН Наталией Сергеевной Снигиревской. Материалы хранятся в лаборатории палеоботаники БИН РАН. Приводятся ссылки на публикации, основанные на материалах коллекций. Каталог снабжен изображениями голотипов, выполненными на современном оборудовании. Каталог предшествует краткий очерк о жизни и деятельности Наталии Снигиревской.

Ключевые слова: палеоботаника, каталог ископаемых растений, палеозой, мезозой, Ботанический институт РАН, Н. С. Снигиревская.

INTRODUCTION

The published catalogue covers most of the Palaeozoic collections of the Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences (BIN), collected or processed by the famous palaeobotanist Natalia Sergeevna Snigirevskaya during 63 years (from 1952 to 2015). After the death of N. S. Snigirevskaya (NS), one of the authors of this catalogue (SMS) put in order all the collections processed by NS, that are now available to specialists from all over the world. Collections are stored in the Laboratory of Palaeobotany of BIN. The catalogue contains 198 collections, each of which includes from 1 to 905 specimens, in total about 5000 specimens. Many specimens have been studied and materials are published, but others remained unexplored.

Stanwyn Shetler noted in his extensive review of the history of the Botanical Institute, that «Besides a large fossil fruit collection, they [Laboratory of Palaeobotany of BIN] boast of having one of the largest coal ball collections in the world, which is highly unique» (Shetler, 1967, p. 106).

The catalogue is preceded by a short essay on the life and work of Natalia Snigirevskaya, previously published in Russian in an expanded version (Snigirevsky, 2016a, b).

A BRIEF OUTLINE OF THE LIFE AND WORK OF NATALIA SNIGIREVSKAYA

Natalia Sergeevna Snigirevskaya was born on August 9, 1932 in the city of Ufa, into a family of zoologists. Her father, Sergei Ivanovich Snigirevsky¹, was a famous ornithologist, and her mother, Ekaterina Mikhailovna Snigirevskaya¹ (nee Vakulenko), devoted herself to the study of rodents. NS spent most of her childhood (from 3 to 12.5 years) with her parents in nature reserves (Bashkirian nature reserve at South Ural and Zhiguli at the Volga River), where she received her first skills in working with herbarium and animal observation. She took part in her parents' routes dedicated to recording and collecting plants and animals, as well as searching for archaeological sites and fossil remains of mostly Quaternary animals.

After successful school graduation in Leningrad in 1950, NS entered the Faculty of Biology (Leningrad State University) following the example of her parents. She took her first steps on science in Department of Higher Nervous Activity and Department of Vertebrate Zoology. However, laboratory experiments on animals prompted NS to look for another topic of the coursework. On the advice of her great-uncle, the famous winemaker Nikolai Prostoserdov, NS moved to the Department of Botany and started to work under the supervision of Professor Armen Leonovich Takhtajan. Pollen of *Nymphaea* was her first research object. NS published her first article in 1955, while she was still a student (Fig. 1).

The study of representatives of the order Nymphaeales sensu Cronquist (1981) has paved the way for NS to both botany and palaeobotany. During the expedition to the mouth of the Volga River, she collected extensive material, which formed the basis of her diploma. Throughout her long scientific activity, which lasted over 60 years, NS carried a reverent attitude to her «first love in science», the lotus (*Nelumbo* Adans.). Her articles on Nymphaeales in Russian reference books «Zhizn' rasteniy (Plant Life)», «Osnovy paleontologii (Fundamentals of Palaeontology)», the Great Soviet Encyclopedia, «Iskopajemyje tsvetkovyje SSSR (Fossil flowering plants of the USSR)», the Red Book of the RSFSR are still relevant and important.



Fig. 1. Natalia Sergeevna Snigirevskaya.
Photo by K. A. Kuprijanov, 1950s, Leningrad.

Her articles on Nymphaeales in Russian reference books «Zhizn' rasteniy (Plant Life)», «Osnovy paleontologii (Fundamentals of Palaeontology)», the Great Soviet Encyclopedia, «Iskopajemyje tsvetkovyje SSSR (Fossil flowering plants of the USSR)», the Red Book of the RSFSR are still relevant and important.

Natalia defended her PhD thesis on coal balls in 1964. She has devoted many years of her life to the study of fossil plants in stone balls or nodules in the coals of the Donets Basin. In the 1950–1970, the study of coal balls was a very progressive and widely developed field of research, especially in the United States of America. Natalia was the first who use a rapid peel-technic method in the USSR. According to H. N. Andrews «... she should be regarded as a real pioneer in this phase of the Soviet palaeobotany...» (Andrews, 1980, p. 366).

In the late 1960s, NS participated in several field seasons of the All-Union Aerogeological Trust (Moscow) to the area of development of Triassic sediments in the Tunguska Basin and on the Putorana Plateau. The palaeobotanical outcome of these expeditions was the rich collections of unique fossil plant *Takhtajanodoxa* Snigirevskaya, a new link in the evolution of lycopods, which connects arborescent Carboniferous lepidodendrids and the modern Isoëtopsida.

In the early 1970s, at the invitation of A. L. Takhtajan, NS assumed the responsibility of preparing the XII International Botanical Congress (IBC) as the Scientific Secretary. Preparing for the congress lasted for

¹ In their publications - S. I. Snigirevskij (Snigirevski) and E. M. Snigirevskaja

nearly 5 years and took up almost all of her time. The result was the brilliant conduct of the IBC, about which many enthusiastic words were said in the botanical community. NS was rightly the «first star» of the Congress: a Scientific Secretary with excellent English already known as a great expert in the study of the Donets coal balls, beautiful and intelligent, benevolent and responsive. The success of the Congress led to her considerable success in the scientific community.

The text of the book «The fossil hunters, in search of ancient plants» (Andrews, 1980) is accompanied by photographs of the most famous palaeobotanists. In the chapter «USSR» there are three persons: M. D. Zalessky, A. N. Kryshstofovich and N. S. Snigirevskaya. Taking into account the great merits of NS in strengthening the prestige of the national palaeobotany, she was awarded two international diplomas from the Biographical Institute of the United States of America: «Woman of the Year» and «For International Cooperation» in 1994.

N. S. Snigirevskaya was one of the few palaeobotanical students of A. L. Takhtajan who took his ideas of conducting palaeobotanical studies in the spirit of evolutionary morphology and phylogeny (Fig. 2). This applies to all of her publications (a total of 186) devoted to the morphology, anatomy and systematics of extinct plants of the Palaeozoic and Mesozoic, in particular, Archaeopteridophyta and Lycopodiophyta, as well as the fossil and recent lotus.

In the second half of the 1970s much of her work was focused on the Late Devonian, the time of appearance and development of the first forest ecosystems as an important planetary phenomenon in the history of biosphere. Detailed works of 1980 in the southern part of the Donets Basin, near the Razdol'noye and Styla villages, made it possible to collect the trunks of ancient progymnosperms with root systems previously unknown to specialists. The work on a large amount of material, including the elucidation of the taphonomic features of the fossil plant localities, formed the basis for a large number of NS publications on this subject. In 2000, she proposed that two groups of the Devonian plants be considered as independent taxonomic units of high rank: the divisions of Archaeopteridophyta and Archaeospermatophyta.

At the beginning of the XXI century, NS expanded her field of study into more ancient plants. In addition to the study of Ordovician and Silurian fossils (mainly from South Kazakhstan), she was actively involved in the study of the early evolution of the land plants and their interactions with fungi, algae and cyanobacteria. The last listed works were carried out by a working group composed of N. S. Snigirevskaya, I. V. Karatygin, K. N. Demchenko, R. N. Belyakova and S. V. Vikulin in the framework of the scientific project of the Program of the Russian Academy of Sciences «The Evolution of the Biosphere». Results of this research were reported by NS at the conferences of the Palaeontological Institute RAS: «Evolution of Ecosystems», «Mysterious Organisms in Evolution and Phylogeny». She focused on studying of the problematic remains of ancient organisms.

NS paid great attention to the preservation of the geological heritage: the localities of fossil plants and palaeobotanical collections. She initiated a major project, implemented by 1994, to collect materials throughout the country in localities that need protection. These materi-



Fig. 2. N. S. Snigirevskaya in front of *alma mater* – St. Petersburg State University, 1999.

als were collected through the thesaurus, of which she was the main compiler and editor. NS informed the world scientific community about her work on the preservation of the palaeobotanical heritage through repeated publications in periodicals of the International Organization of Palaeobotanists (IOP-Newsletter), of which she has been an active member for more than a decade.

NS conducted a study of plant detritus in kimberlite pipes for three decades in close scientific contact with Moscow geologists dealing with diamond-bearing rocks (S. M. Sablukov and others). These studies made it possible to determine the age of the kimberlite volcanism and the structure of the vegetation of the Devonian and Carboniferous periods in the areas of development of kimberlites. Research materials were cited in publications of geologists, and were also combined in the final article «The importance of the palaeobotanical analysis of detritus inside volcanic pipe craters (the Arkhangelsk Region, Russia)» (Snigirevskaya, 2012).

In the last years of her life, NS paid great attention to the problem of «Tunguska meteorite». Due to numerous comparisons of available facts, her own observations and analysis of literature data, NS came to the conclusion that the «Tunguska phenomenon» has an endogenous nature. One of the recent articles «The volcanic origin of the Tunguska explosion and its importance for understanding the history of plant landscapes in the Middle Siberia (Russia)» devoted to this problem (Snigirevskaya, 2014).

In 1957, NS was admitted to the All-Union Botanical Society (now the Russian Botanical Society). Since 1983, she was chairman of the Palaeobotanical Section and a member of the Council of this society. In the same 1983, NS became a member of the All-Union Palaeontological Society. In 1969 she was admitted to the membership of the International Organization of Plant Taxonomists, and from 1975 in the International Organization of Palaeobotanists, where from 1981 to 1993 she was elected a member of the Executive Committee (the headquarters of the Organization was then in London). NS was the initiator and organizer of the first «Lectures in memory of A. N. Kryshstofovich», which are still regularly held by the Laboratory of Palaeobotany of the BIN.

During the more than sixty years of scientific activity, NS carried out a huge number of expedition trips: Donets and Kuznetsk coal basins, the Lower Tunguska and Volga rivers basins, Putorana plateau, Novosibirsk and Astrakhan' regions, Moscow syneclise (Leningrad, Vologda and Novgorod regions), Kazakhstan, Armenia, Georgia, Poland, France and Japan. During these field trips, NS collected almost all of the Phanerozoic samples, except the Cambrian, personally.

In her spare time from scientific activities, NS was actively engaged in scuba diving. She took second place in Leningrad's underwater orienteering championship. Since 1962, she was a secretary of the underwater sports section at the Second Marine Club and a secretary of the presidium of the underwater sports section of Leningrad. As a part of the group of submariners Natalia participated in underwater research of the coastal areas of the Black Sea. Thus, their group produced underwater topographic survey of the bottom of Balaklava Bay, search of flooded German military items left over from the World War II, survey of the wreck sites of ancient Greek and Roman ships and mapping of the flooded parts of the ancient capital of Crimea in the area of Khersones. In addition, amphoras, coins, statuettes, and other objects of ancient material culture were raised from the seabed, which became part of the Simferopol Museum collection.

Natalia Snigirevskaya died on December 6, 2015, after a serious and prolonged illness. She worked until the last day of her long and fruitful life. At the time of her death, NS had three articles in print. With the passing of NS, the active work of the galaxy of the oldest domestic palaeobotanists in the BIN RAS has practically ended.

Expanded texts of memories about the life and scientific work of Natalia S. Snigirevskaya, written by her son and student S. M. Snigirevsky (2016 a, b) and a complete list of her works are published in the journals «Biosfera» and «Lethaea Rossica».

COLLECTIONS CATALOGUE

The collections are divided into groups by geological age from the Proterozoic to recent time. References and collection numbers are given for published materials. Russian letters, which were included into specimen numbers, are not transliterated into English and are given in italics.

Terms and their abbreviations:

ts (thin section) – section on a glass slide, with a cover slip;

peel – acetate film removed from a polished specimen;

prep. – differently processed (prepared) fragment of specimen (for SEM, LM, TM).

Proterozoic

Collection 1684. Shungites; Republic of Karelia, near of Shun'ga village; the Zaonezh'e Formation, Lower Proterozoic; collected by V. S. Kofman, I. B. Volkova in 1986. Specimens are partially processed, but not published.

Ordovician

Collection 1674. Compressions with preserved plant tissues of *Akdalaphyton caradocki* Senkevitsch and other Late Ordovician plants; South Kazakhstan, Alma-Ata Region, Chu-Ili Mountains, south of Balkhash region, locality Anderkenyn-Akchoku; about 60 m down from the base of the Anderken Limestone, Anderken Horizon, Caradocian; collected by L. E. Popov, M. A. Senkevitsch in 1981–1985. *Akdalaphyton caradocki* – published in Snigirevskaya et al., 1992, p. 2, pl. I, fig. 1–3, 3a, 4, 5, pl. II, fig. 1, 1a, 1b, 1z, 2. Described specimens: BIN 1674/1, BIN 1674/2, BIN 1674/3, BIN 1674/5, BIN 1674/5a. Figured specimens: BIN 1674/1, BIN 1674/2, BIN 1674/3, BIN 1674/4. Figured prep.: BIN 1674/3, BIN 1674/4. Missing specimen: BIN 1674/5a.

A. cf. caradocki – published in Snigirevskaya et al., 1992, p. 4, pl. II, fig. 3, 4. Figured specimen: BIN 1674/5 (prep. 5a-1ж). Missing specimen: BIN 1674/5a-II.

In Snigirevskaya (1993a) and Popov, Snigirevskaya (1994) some specimens from collection 1674 are described without references to collection numbers.

Collection 1675. Compressions and petrifications of the Late Ordovician plants; South Kazakhstan, south of Balkhash region, Mt. Dulankara, the Ojsu River, locality Anderkenyn-Akchoku, right bank of the Ashchi-Su River, right bank of the Kopaly-Saj River, left bank of the Kopaly-Saj River near of the Mt. Buldukbaj; Anderken and Dulankara Horizons, Caradocian; collected by N. S. Snigirevskaya in 1991.

Collection 1698. Specimens from glacial disruption of the Ordovician sediments, also fossils of other ages from several places of Poland; Poland, Zakroczym; collected by N. S. Snigirevskaya, D. Zdebska, October 10, 1990.

Devonian

Collection 55. Woods and petrifications; Donets Basin, several localities; Devonian and Carboniferous; collected by M. D. Zalessky.

Callixylon trifilievii Zalessky – published in Lemoigne et al., 1983, p. 81, pl. 2, fig. 5–8. Figured specimen: BIN 55/1. Figured ts: BIN 55/1/4, BIN 55/1/t. Missing ts: BIN 55/1/A.

Collection 452. Coal balls, woods, compressions; Kuznetsk Basin; Devonian–Jurassic; collected by N. S. Snigirevskaya in 1956. 505 specimens.

Collection 887. Petrified peat with *Rhynia gwynne-vaughanii* Kidston et Lang and other fossils; Scotland, near Aberdeen, village Rhynie, different outcrops; Lower Old Red Sandstones, Pragian (Siegenian), Lower Devonian; collected by W. G. Chaloner in 1960 or 1969, A. C. Scott, D. Zdebska in 1964. Specimen BIN 887/3 (field number 429R); specimen BIN 887/4 (field number 446P). 4 specimens.

Glomites sporocarpoides Karatygin, Snigirevskaya, K. Demchenko et Zdebska – published in Karatygin et al., 2006a, p. 573, pl. XVIII, fig. 8, 9, 9a, pl. XIX, fig. 1–4. Figured prep.: BIN 887/2/1, BIN 887/4/1 (holotype). **Holotype figured in this article in pl. V, fig. 4, 5.** – Karatygin et al., 2006b, p. 495, text-fig. 2, 7, 8, 10. Figured prep.: BIN 887/2/1, BIN 887/4/1.

Aglaophyton major (Kidston et Lang) D. S. Edwards – published in Karatygin, Snigirevskaya, 2011, p. 160, pl. 2, fig. d, e, ж. Figured prep.: BIN 887/4.

In Snigirevskaya (2010) some specimens from collection 887 are described without references to collection numbers.

Collections 1142, 1143. Petrified woods of *Callixylon trifilievii*; Donets Basin, Starobeshevo area, vicinity of village Razdol'noye (former Bol'shaya Karakuba), near of the mine «Dal'nij», left bank of the Mokraya Volnovakha River, starboard of Zalessky ravine (named after M. D. Zalessky by N. S. Snigirevskaya, N. P. Vassiljuk and S. M. Snigirevsky in 1980); 50–60 m below the boundary with the Lower Carboniferous strata, Upper Devonian; collected by N. S. Snigirevskaya in 1974. BIN 1142 – 4 specimens; BIN 1143 – 4 specimens.

Callixylon trifilievii – published in Lemoigne et al., 1983, p. 81. The numbers of the specimens and ts figured in the article are not given in the explanations to the plates, indicated: «lame Coll. Snigirevskaya, Institut Bot. Komarov, Léningrad».

- Collection 1144.** Compressions; Donets Basin, village Razdol'noye; the Razdol'noye Formation («grey Devonian»), Upper Devonian; collected by N. S. Snigirevskaya in 1974.
- Collections 1145, 1146, 1147.** Petrified woods of *Callixylon trifliewii*, plant fossils; Donets Basin, Starobeshevo area, vicinity of village Razdol'noye (former Bol'shaya Karakuba), near of the mine «Dal'nij», both banks of the Mokraya Volnovakha River; the Razdol'noye Formation («grey Devonian»), Upper Devonian; collected by N. S. Snigirevskaya, June 5, 1975. BIN 1145 – 6 specimens; BIN 1146 – 7 specimens; BIN 1147 – 7 specimens.
- Archaeopteris archetypus* Schmalhausen – published in Snigirevskaya, 1982, p. 1241, text-fig. 2.1.–2.6., 3.1–3.3. (collection BIN 1145).
- Callixylon* spp. – published in Lemoigne et al., 1983, p. 81, the numbers of the specimens and ts figured in the article are not given in the explanations to the plates, indicated: «lame Coll. Snigirevskaya, Institut Bot. Komarov, Léningrad».
- In Snigirevskaya, Snigirevsky (1994b) some specimens from collections 1145, 1146, 1147 are described without references to collection numbers.
- Collection 1151.** Compressions, petrifications; Donets Basin, different localities; Devonian, Carboniferous, Permian; collected by N. S. Snigirevskaya in 1974.
- Collection 1154.** Compressions of *Archaeopteris* sp., *Psilophyton* sp.; Canada; Upper Devonian; collected by N. Radforth in 1963.
- Note:* In Lemoigne et al. (1983: p. 81) collection BIN 1154 indicated erroneously.
- Collection 1155.** Barsassite (type of coal) with plant fossils, mostly *Orestovia devonica* Ergolskaya; Kuznetsk Basin, Barsass city; the Barsass Formation, Givetian, Middle Devonian; received from T. V. Arkadiev (BIN, Museum) and from Yu. S. Nadler in 1969. Specimens are partially processed, but not published. 17 specimens.
- Collection 1166.** Petrified peat with plant remains of *Aglaophyton major*, *Rhynia gwynne-vaughanii*, *Asteroxylon mackiei* Kidston et Lang, including a new genus (gametophyte *Dianneya* Snigirevskaya in msc.); Scotland, near Aberdeen, vicinity of the village Rhynie; Lower Devonian; collected by A. L. Takhtajan in 1967. 5 specimens.
- Rhynia gwynne-vaughanii* – published in Karatygin, Snigirevskaya, 2004, fig. 1a, б, 3a–в. Figured prep.: BIN 1166/1/3. Missing prep.: BIN 1166/1/2. – Karatygin, Snigirevskaya, 2011, p. 161, pl. 1, fig. в, з, pl. 2, fig. a, з. Figured ts: BIN 1166/1/3.
- cf. Aglaophyton major* – published in Karatygin, Snigirevskaya, 2004, fig. 2 a–z, 4a–б. Figured prep.: BIN 1166/1/3 (indicated incorrectly, should read BIN 1166/1/3-1, *note of N. S.*), BIN 1166/3.
- Glomites sporocarpoides* – published in Karatygin et al., 2006a, p. 100, 105, pl. XVIII, fig. 1–7, pl. XIX, fig. 5–6. Described specimens: BIN 1166/1/1-2, BIN 1166/1/2-2, BIN 1166/1/3, BIN 1166/1/3-1, BIN 1166/1/8. Figured prep.: BIN 1166/1/2-2, BIN 1166/1/3, BIN 1166/1/3-1, BIN 1166/1/8. – Karatygin et al., 2006b, p. 495, fig. 2-6, 9. Described specimens: BIN 1166/1/2-2, BIN 1166/1/3, BIN 1166/1/3-1, BIN 1166/1/8. Figured prep.: BIN 1166/1/3, BIN 1166/1/3-1, BIN 1166/1/8.
- Winfrenatia reticulata* T. N. Taylor, Hass et Kerp – published in Karatygin et al., 2009, p. 108, text-fig. 1a–d, pl. 13, fig. 1–7, pl. 14, fig. 1–8. Described specimens: BIN 1166/1/3, BIN 1166/1/3-6. Described prep.: BIN 1166/1/3-1. Figured prep.: BIN 1166/1/3-1, BIN 1166/1/3-6. Missing prep.: BIN 1166/1/3-6 (may be prep. incorrectly labeled BIN 1166/1/6). – Karatygin et al., 2010, p. 32, text-fig. 1a–ж, 2a–д. Described specimen: BIN 1166/1/3. Described prep.: BIN 1166/1/3-1, BIN 1166/1/3-6. Figured prep.: BIN 2266/1/3-6 (indicated incorrectly, should read BIN 1166/1/3-6).
- In Snigirevskaya (2010) some specimens from collection 1166 are described without references to collection numbers.
- Collection 1169.** Barsassite (type of coal) with plant fossils (*Orestovia* Zalessky ex Ergolskaya nom. conserv. propon., *Barsassia* Zalessky); Kuznetsk Basin, Barsass city, right bank of the Barsass River, downstream of bridge with dam, about 200 m from the coastal outcrops of coal; the Barsass Formation, Givetian, Middle Devonian; collected by L. A. Bogdanova in 1968.
- Orestovia* sp. – published in Snigirevskaya, Bogdanova, 1992, p. 59.
- O. sniatkovii* (Zalessky) Snigirevskaya – published in Snigirevskaya, Bogdanova, 1992, p. 59. – Snigirevskaya, 2010, p. 759, plate, fig. 1. Figured specimen: BIN 1169/1.
- Barsassia ornata* Zalessky – published in Snigirevskaya, Bogdanova, 1992, p. 58, text-fig. 1a–б, pl. I, fig. 1, 1a, 2, 2a, 3, 4, pl. II, fig. 1, 1a, 1б. Figured specimen: BIN 1169/2. – Snigirevskaya, 2010, p. 759, plate, fig. 1, 3–6. Figured specimens: BIN 1169/1, BIN 1169/2, BIN 1169/5. Missing specimens: BIN 1169/1, BIN 1169/5.

Collections 1177, 1178, 1179, 1487, 1488, 1489. Woods, compressions and petrifications; Donets Basin, Starobeshevo area, vicinity of village Razdol'noye, near of the mine «Dal'nij», both banks of the Mokraya Volnovakha River; Upper Devonian; collected by N. S. Snigirevskaya, S. M. Snigirevsky, E. V. Zhelezkova in 1979.

Cladoxylon tanaiticum Snigirevsky – published in Snigirevsky, 1992, p. 174, text-fig. 1, pl. I, fig. 1–4, pl. II, fig. 1, 2. Figured specimen: BIN 1178/16 (holotype). **Holotype figured in this article in pl. IV, fig. 1–5.** In Snigirevskaya, Snigirevsky (1994b) some specimens from collections 1177–1179, 1487–1489 are described without references to collection numbers.

Collections 1180, 1480, 1481, 1482, 1483, 1484, 1485, 1486, 1498. Compressions, anatomically preserved petrifications, woods; Donets Basin, left bank of the Mokraya Volnovakha River, 4 km upstream of village Styła, around the palaeovolcano Maf-Haya; Upper Devonian; collected by N. S. Snigirevskaya, S. M. Snigirevsky, E. V. Zhelezkova in 1979.

Collection 1492. Woods and compressions; Donets Basin, village Styła, near of the palaeovolcano Maf-Haya; Upper Devonian; received from N. P. Vassiljuk in 1979. Specimens are partially processed, but not published. 3 specimens.

Collection 1493. Woods; Donets Basin, Starobeshevo area, village Razdol'noye, left bank of the Mokraya Volnovakha River, ravine with drainage; Upper Devonian; received from N. P. Vassiljuk in 1979. Specimens are partially processed, but not published. 17 specimens.

Collection 1496. Petrified «stem» of *Germanophyton psygmophylloides* (Kräusel et Weyland) Høeg; Pskov Region, near of the city Luga, left bank of the Luga River, in alluvium at the depth of 2 m; Luga or Yashchera layers of Narova Horizon, Middle Devonian; specimen was received from I. V. Kotlukova (North-West Geological Trust). One specimen is partially processed, but not published.

Collection 1497. Petrified algae (?); several localities; Cambrian, Devonian; received from I. V. Kotlukova. Specimens are partially processed, but not published. 8 specimens.

Collection 1499. Petrified «stem» of *Prototaxites* Dawson; Canada, Ontario State; Devonian. One thin section was made, but not published.

Collection 1500. Woods of *Callixylon trifilievii*; Donets Basin, 2 km west of village Razdol'noye, left bank of the Mokraya Volnovakha River; Famennian, Upper Devonian; received from T. A. Ishchenko, 1971. One specimen (fragment of the specimen 1684/494 from the Geological Institute, Kyiv) is partially processed, but not published.

Collection 1501. Pyritized wood of *Callixylon timanicum* Zalessky ex Lemoigne, Jurina et Snigirevskaya; Arkhangelsk Region, Northern Timan, the Volonga River; Famennian, Upper Devonian; collected by A. L. Jurina, 1979. 1 specimen.

Callixylon timanicum – published in Snigirevskaya, 1988, p. 121, text-fig. 3. Figured specimen: BIN 1501/5.

Collections 1502, 1503, 1504, 1505, 1506, 1507, 1508, 1509. Woods (and photos of the localities with plant fossils) and compressions; Donets Basin, upstream of village Razdol'noye (former Bol'shaya Karakuba), left bank of the Mokraya Volnovakha River; the Razdol'noye Formation, Famennian, Upper Devonian; collected by N. S. Snigirevskaya, S. M. Snigirevsky, E. V. Zhelezkova, K. Ju. Galanichev, S. V. Pakhomov in 1980 (Fig. 3).

Callixylon trifilievii – published in Snigirevskaya, 1984a, p. 705, text-fig. 2. Figured specimen: BIN 1505/1. This specimen is exhibited at the Botanical Museum; fragments and ts are stored in collection. – Snigirevskaya, 1984c, p. 28, pl. I, fig. 1a, 1b, pl. II, fig. 1a, 1b, 1c, pl. III, fig. 1a, 1b, 1c, 1d, 1e, 1ж. Figured specimen: BIN 1504/1. Figured ts: BIN 1505/1/5, BIN 1505/1/6, BIN 1505/1/7, BIN 1505/1/22, BIN 1505/1/24, BIN 1505/1/25. – Snigirevskaya, 1988, p. 115, text-fig. 2. Figured specimen: BIN 1505/1.

Caracuboxylon bakhasuense Zalessky – published in Snigirevskaya, 1984c, p. 28, pl. III, fig. 2a, 2b. Figured ts: BIN 1505/1¹/276.

In Snigirevskaya, Snigirevsky (1994b) some specimens from collections 1502–1509 are described without references to collection numbers.

Collections 1510, 1511, 1512, 1513, 1514, 1515, 1520, 3211. Woods, compressions of *Archaeopteris* leaves, herbaceous lycopods; Donets Basin, right bank of the Mokraya Volnovakha River upstream of the village Razdol'noye (former Bol'shaya Karakuba); the Razdol'noye Formation («grey Devonian»), Famennian, Upper Devonian; collected by N. S. Snigirevskaya, S. M. Snigirevsky, L. Ivanova, S. V. Pakhomov, E. V. Zhelezkova, V. Polyakova, P. V. Baklanov, E. Shalyuto in 1980 (Fig. 4).

Collection 1516. White quartzite with vertebrate remains; Donets Basin, left bank of the Mokraya Volnovakha River, ravine Balynnaya; Lower Devonian; collected by N. S. Snigirevskaya in 1980.



Fig. 3. Fragments of woods and root systems of archaopterids, locality of collection BIN 1505, Donets Basin, village Razdolnoe, Upper Devonian, 1980.



Fig. 4. Members of the expedition to the Devonian sediments in June-August 1980, Donets Basin, village Razdolnoe, upper reaches of Zalessky-ravine. From left to right: Sergey M. Snigirevsky (expedition volunteer); Nina Pavlovna Vassiljuk (specialist in rugose and tabulate corals, Donetsk Polytechnical Institute); Sergey V. Pakhomov (expedition worker).

- Collection 1517.** Plant fossils; Donets Basin, left bank of the Mokraya Volnovakha River, ravine Anton-Tarama; collected by N. S. Snigirevskaya, P. V. Baklanov in 1980.
- Collection 1518.** Woods and compressions; Donets Basin, left bank of the Mokraya Volnovakha River, lower part of the ravine Vasil'-Tarama; lower part of the Dolgaya Formation («brown Devonian»), Upper Frasnian, Upper Devonian; collected by N. S. Snigirevskaya, E. V. Zhelezkova, N. P. Vassiljuk in 1980.
- Collection 1519.** Woods; Donets Basin; collected by N. S. Snigirevskaya, P. V. Baklanov, E. V. Zhelezkova in 1980.
- Collections 1521, 1522, 1523, 1524, 1525, 1526, 1527, 1528, 1529, 1695, 1696.** Compressions of (?) *Aneurophyton* Kräusel et Weyland and other plant fossils; Donets Basin, left bank of the Mokraya Volnovakha River, about 4 km upstream of the village Styła, around the palaeovolcano Maf-Haya; Famennian, Upper Devonian; collected by N. S. Snigirevskaya, S. M. Snigirevsky, E. V. Zhelezkova, S. N. Makiyanskiy in 1980.
- Heleniella karakubensis* (Schmalhausen) Snigirevskaya – published in Snigirevskaya, 1987b, p. 1564, text-fig. 2–5 (collection BIN 1522).
- H. kazakhstanica* (Senkevitsch) Snigirevskaya – published in Snigirevskaya, 1987b, p. 1570.
- Archaeopteris archetypus* – published in Snigirevskaya, 1988, p. 115, fig. 1. Figured specimen: BIN 1529/1. – Scheckler et al., 1997, p. 141. Described specimen: BIN 1529/1. – Snigirevsky, Snigirevskaya, 2008, p. 109, pl. 1, fig. 1. Figured prep.: BIN 1529/1.
- Cephalopteris squarrosa* Schweitzer – published in Schweitzer, 2006, S. 139, 142 (collection BIN 1521). In Snigirevskaya (1994) and Snigirevskaya, Snigirevsky (1994a) some specimens from collections 1521–1529, 1695, 1696 are described without references to collection numbers.
- Collections 1530, 1685.** Plant fossils; Donets Basin, Vasil'evka village, left bank of the Kal'mius River, near of the bridge to Razdol'noye; collected by N. S. Snigirevskaya, E. V. Zhelezkova in 1980.
- Collection 1671.** Woods of *Callixylon trifilievii*; Republic of Khakassia, Ujtag; collected by V. Malahat'ko in 1973; received from S. V. Meyen, December 1, 1980. 18 specimens.
- Note:* The initial collection number 1530 has been changed to 1671. Ts 1530/9, 1530/14, 1530/15, 1530/18, 1530/24 were transferred to Y. Lemoigne.
- Callixylon trifilievii* – published in Snigirevskaya, Lemoigne, 1990, p. 1559, photo 6. Figured specimen: BIN 1671/24 (=1530/24). Figured ts: BIN 1671/24/1 (=1530/24/1). Missing ts: BIN 1671/24/1 (=1530/24/1).
- C. erianum* Arnold – published in Snigirevskaya, Lemoigne, 1990, p. 1557, photo 1–5. Figured ts: BIN 1671/1/1a (=1530/1/1a), BIN 1671/1/1c (=1530/1/1c), BIN 1671/15/4 (=1530/15/4). Missing ts: BIN 1671/1/1c (=1530/1/1c).
- C. newberryi* (Dawson) Elkins et Wieland – published in Snigirevskaya, Lemoigne, 1990, p. 1557, photo 7, 8. Figured ts: BIN 1671/14/1b (=1530/14/1b).
- In Snigirevskaya, Malahat'ko (1994) some specimens from collection 1671 are described without references to collection numbers.
- Collection 1673.** Compressions of *Orestovia voronejiensis* T. A. Ishchenko et A. A. Ishchenko; Voronezh Region, village Babka, borehole 37, depth 57 m; Middle–Upper Devonian (?); received from A. A. Ishchenko. There are no specimens, but prep. are available.
- Orestovia voronejiensis* – published in Snigirevskaya, 1993b, p. 1133, fig. 1a, 1b, 1c, 1d, fig. 2a, 2b, 2c. Figured prep.: BIN 1673/2/1.
- Collection 1677.** Coal and phytolite stems of *Orestovia*; Kuznetsk Basin, the Barsass River; the Barsass Formation, Middle Devonian; collected by Yu. S. Nadler.
- Orestovia sniatkovii* – published in Snigirevskaya, Nadler, 1994, p. 11, text-fig. 2–4, pl. 1, fig. 1–12, pl. 2, fig. 1–11, pl. 3, fig. 1–9, pl. 4, fig. 1–7, pl. 5, fig. 1–8, pl. 6, fig. 1–7. Figured specimen numbers not specified. – Snigirevskaya, 2010, p. 758, plate, fig. 2. Figured specimen: BIN 1677/4.
- Collection 1679.** Siltstones with plant fossils; Donets Basin, near of the village Razdol'noye, ravine Kontaktovaya; collected by N. S. Snigirevskaya, October 25, 1984.
- Collection 1690.** Plant fossils; Donets Basin, village Razdol'noye, ravine Victoria-Tarama; collected by N. S. Snigirevskaya in 1981.
- Collection 1691.** Plant fossils; Donets Basin, village Styła, ravine Helena-Tarama; collected by N. S. Snigirevskaya, E. V. Zhelezkova, June 23, 1981.
- Collection 1693.** Woods, compressions; Kazakhstan, several localities; Upper Devonian, Lower Carboniferous, Permo-Carboniferous; collected by L. A. Goganova. Specimens are partially processed, but not published.

Collection 3208. Plant fossils from the kimberlites; Arkhangelsk Region, different localities; collected by S. M. Sablukov.

Note: The text of the article (Snigirevskaya, 2012) contains only field numbers, without reference to the BIN collection.

Nematosketum diversiforme Burgess et Edwards – published in Snigirevskaya, 2012, p. 1463, pl. II, fig. 1, 1a, 1b, 2, 2a, 2b. Figured specimens: BIN 3208/1 (field number 70/650), BIN 3208/2 (field number 70/771). Described specimens: BIN 3208/8 (field number 70/308,4), BIN 3208/9 (field number 70/308,8), BIN 3208/10 (field number 70/555,6), BIN 3208/11 (field number 70/769,2). Locality: pipe named after V. Grib, Zimnij Bereg.

Callixylon timanicum – published in Snigirevskaya, 2012, p. 1462, pl. I, fig. 1, 1a, 2, 2a. Figured specimen: BIN 3208/3 (field number 123/55,9). Locality: pipe AN-14, Onega peninsula, collected by E. Kuznetsova. Figured specimen: BIN 3208/4 (field number 252/420). Locality: pipe named after A. P. Karpinsky, Zimnij Bereg.

Callixylon sp. – published in Snigirevskaya, 2012, p. 1462. Described specimen: BIN 3208/5 (field number 102/250,5). Locality: pipe named after V. Grib, Zimnij Bereg. Described specimen: BIN 3208/6 (field number 252/400). Locality: pipe named after A. P. Karpinsky, Zimnij Bereg. Described specimen: BIN 3208/7 (field number 114/118,5). Locality: pipe AN-29, borehole 114, Onega peninsula.

Carboniferous

Collection 55. Woods and petrifications; Donets Basin, several localities; Devonian and Carboniferous; collected by M. D. Zalessky.

Physostoma elegans Williamson – published in Snigirevskaya, 1989b, p. 1442, text-fig. 2, plate, fig. 1. Figured specimen: BIN 55/3. Figured peel: BIN 55/3/2a. Missing peel: BIN 55/3/2a.

Collection 450. Coal balls; Donets Basin, several localities; Middle Carboniferous; collected by V. S. Yablokov. 24 specimens.

Note: Specimens of coal balls were studied on the basis of sections made in two perpendicular planes, designated respectively by the letters «a» and «b». 135 cuts (18 ts and 117 peels) was made from coal ball BIN 450/14; 90 cuts (15 ts and 75 peels) was made from coal ball BIN 450/15; 330 cuts (59 ts and 271 peels) was made from coal ball BIN 450/16 (Snigirevskaya, 1964a).

Several microphotographs from collection BIN 450 have been figured in Snigirevskaya (1984b) to illustrate the methods of anatomical study of plant tissues in petrified peat.

Lepidophylloides aciculum (Reed) Snigirevskaya – published in Snigirevskaya, 1958, p. 106, pl. I, fig. 1–5. Figured ts: BIN 450/16/5a [№ 4], BIN 450/16/6a [№ 5]. Locality: the mine Pervomajskaya; seam k₈, Moscovian, Middle Carboniferous.

L. angulatum (Graham) Snigirevskaya – published in Snigirevskaya, 1958, p. 106, pl. II, fig. 6–8, pl. IV, fig. 16, 17. Figured ts: BIN 450/16/5a [№ 1], BIN 450/16/6a [№ 1]. Locality: the mine Pervomajskaya; seam k₈, Moscovian, Middle Carboniferous.

L. alatum (Reed) Snigirevskaya – published in Snigirevskaya, 1958, p. 106, pl. III, fig. 9–12. Figured ts: BIN 450/16 Ia, BIN 450/16/6a [№ 2]. Locality: the mine Pervomajskaya; seam k₈, Moscovian, Middle Carboniferous.

Lepidodendron cf. selaginoides Sternberg – published in Snigirevskaya, 1958, p. 106, pl. IV, fig. 13–16. Figured ts: BIN 450/16/1a [№ 2], BIN 450/16/2a, BIN 450/16/5a, BIN 450/16/6a [№ 8], BIN 450/16/6a [№ 3]. Missing ts: BIN 450/16/5a. Locality: the mine Pervomajskaya; seam k₈, Moscovian, Middle Carboniferous.

Sphenophyllum plurifoliatum Williamson – published in Snigirevskaya, 1959, p. 109, pl. VII, fig. 1–9, pl. VIII, fig. 1–9. Figured ts: BIN 450/16/1a [№ 1], BIN 450/16/4a [№ 2], BIN 450/16/4a [№ 3], BIN 450/16/4a [№ 4], BIN 450/16/5a [№ 1], BIN 450/16/5a [№ 3], BIN 450/16/7a, BIN 450/16/12b, BIN 450/16/6a [№ 6], BIN 450/16/6a [№ 7], BIN 450/16/14b [№ 1], BIN 450/16/18b, BIN 450/16/20b, BIN 450/16/21a [№ 1], BIN 450/16/21a [№ 2], BIN 450/16/21a [№ 3], BIN 450/16/21b, BIN 450/16/22b, BIN 450/16/23b [№ 3]. Locality: the mine Pervomajskaya; seam k₈, the C₂⁵ Formation, Moscovian, Middle Carboniferous.

Botryopteris tridentata (Felix) Scott – published in Snigirevskaya, 1961, p. 1329, pl. I, fig. 1–5, pl. II, fig. 1, 1a, 2, 2a, 3, 3a, 4. Described specimen: coal ball BIN 450/16. Described ts: BIN 450/16/31 – BIN 450/16/38a, BIN 450/16/51b. Figured ts: BIN 450/16/5a [№ 5], BIN 450/16/19b and b¹ [№ 1], BIN 450/16/22b [№ 3], BIN 450/16/33a (a¹–a³) [№ 1]. Locality: Lugansk Region, Pervomajsk city; coal seam k₈, upper part of the C₂⁵ Formation, Moscovian, Middle Carboniferous.

- Bowmanites jablokovii* Snigirevskaya – published in Snigirevskaya, 1962, p. 548, text-fig. 1–2, pl. I, fig. 1–6. Described specimen: coal ball BIN 450/16. Described ts: BIN 450/16/36a, BIN 450/16/48e, BIN 450/16/49e (strobili), BIN 450/16/2a – BIN 450/16/7a, BIN 450/16/10e, BIN 450/16/13e, BIN 450/16/16a, BIN 450/16/17e, BIN 450/16/20e, BIN 450/16/23e, BIN 450/16/27e, BIN 450/16/31a, BIN 450/16/33a, BIN 450/16/46e, BIN 450/16/50e (isolated sporangia with *in situ* spores). Figured ts: BIN 450/16/4a [№ 5], BIN 450/16/7a [№ 2], BIN 450/16/10e, BIN 450/16/23e [№ 1], BIN 450/16/36a (holotype). **Holotype figured in this article in pl. I, fig. 1, 2.** Locality: Lugansk Region, Pervomajsk city; coal seam k₈, upper part of the C₂⁵ Formation, Moscovian, Middle Carboniferous.
- Bowmanites pterosporus* Snigirevskaya – published in Snigirevskaya, 1962, p. 549, pl. II, fig. 1–6, text-fig. 3.1–3.7. Figured coal balls: BIN 450/15, BIN 450/16. Figured ts: BIN 450/15/4a (holotype), BIN 450/15/12e, BIN 450/16/24, BIN 450/16/28e [№ 3]. Locality: Lugansk Region, Pervomajsk city; coal seam k₈, upper part of the C₂⁵ Formation, Moscovian, Middle Carboniferous.
- Lepidodendron vasculare* Binney – published in Snigirevskaya, 1964b, p. 11–18, pls. I–V, text-fig. 1–6. Described specimens: coal balls BIN 450/14 – BIN 450/16. Described ts: BIN 450/15/5e, BIN 450/16/1a – BIN 450/16/5a, BIN 450/16/6e – BIN 450/16/29e, BIN 450/16/30a – BIN 450/16/45a, BIN 450/16/46e – BIN 450/16/52e, BIN 450/16/50a, BIN 450/16/53a – BIN 450/16/59a. Figured ts: BIN 450/16/11e, BIN 450/16/14e (in the collection indicated incorrectly: ts BIN 450/16/28e [№ 1]), BIN 450/16/14e [№ 3], BIN 450/16/16e, BIN 450/16/19e, BIN 450/16/19e¹, BIN 450/16/20e (in the collection indicated incorrectly: ts BIN 450/16/22e [№ 2]), BIN 450/16/20e [№ 1], BIN 450/16/20e [№ 2], BIN 450/16/21e (in the collection indicated incorrectly: ts BIN 450/16/21a [№ 4]), BIN 450/16/22e [№ 2], BIN 450/16/23e, BIN 450/16/32a. Missing ts: BIN 450/16/7e, BIN 450/16/9e, BIN 450/16/10e, BIN 450/16/13e, BIN 450/16/14e, BIN 450/16/19e, BIN 450/16/25e, BIN 450/16/27e, BIN 450/16/31a – BIN 450/16/44a, BIN 450/16/47e – BIN 450/16/51e. Locality: Donets Basin, near of Pervomajsk city; seam k₈, the C₂⁵ Formation, Moscovian, Middle Carboniferous.
- Lepidostrobus maslenii* (Maslen) Jongmans – published in Snigirevskaya, 1964b, p. 25, pl. VI, fig. 1–4, text-fig. 7–11. Described specimens: coal balls BIN 450/14 – BIN 450/16. Described ts: BIN 450/14/4a¹, BIN 450/14/9a, BIN 450/16/2a, BIN 450/16/4a, BIN 450/16/7a, BIN 450/16/14e, BIN 450/16/15e, BIN 450/16/20e, BIN 450/16/23e, BIN 450/16/24e, BIN 450/16/31a – BIN 450/16/34a, BIN 450/16/36a, BIN 450/16/40a. Figured specimen: BIN 450/16. Figured ts: BIN 450/16/4a [№ 1], BIN 450/16/24e, BIN 450/16/31a, BIN 450/16/33a [№ 2]. Figured peels: BIN 450/16/31a, peel 15 [№ 1], BIN 450/16/32a, peel 15. Missing ts: BIN 450/14/4a¹, BIN 450/14/9a, BIN 450/16/2a, BIN 450/16/14e, BIN 450/16/20e, BIN 450/16/23e, BIN 450/16/34a, BIN 450/16/36a, BIN 450/16/40a. Missing peel: BIN 450/16/32a, peel 15. Locality: Donets Basin, near of Pervomajsk city; seam k₈, the C₂⁵ Formation, Moscovian, Middle Carboniferous.
- Lepidostrobus takhtajanii* Snigirevskaya – published in Snigirevskaya, 1964b, p. 29, pl. VI, fig. 5–7, pl. VII, fig. 1–5, pl. VIII, fig. 1–10, text-fig. 12–18. Described specimens: coal balls BIN 450/14 – BIN 450/16. Figured ts: BIN 450/15/8e¹, BIN 450/15/8e² [№ 1–2], BIN 450/16/11e, BIN 450/16/22e [№ 1], BIN 450/16/23e [№ 2], BIN 450/16/23e (indicated incorrectly, should read BIN 450/16/23e), BIN 450/16/40a [№ 1] (holotype on the ts: BIN 450/15/7e, BIN 450/15/8e¹, BIN 450/15/8e², BIN 450/16/22e, BIN 450/16/23e). Figured peels: BIN 450/16/31a, peels 6–15. Missing ts: BIN 450/16/11e. **Holotype figured in this article in pl. I, fig. 3–7.** Locality: Donets Basin, near of Pervomajsk city; seam k₈, the C₂⁵ Formation, Moscovian, Middle Carboniferous.
- Calamites* sp. – published in Snigirevskaya, 1967, p. 11, pls. I–III, pl. IV, fig. 1, 2, pl. V, fig. 4, text-fig. 1. Figured ts: BIN 450/16/7a [№ 1], BIN 450/16/16b, BIN 450/16/20b [№ 3], BIN 450/16/33a [№ 3, 4], BIN 450/16/51b [№ 1, 2] (spores *Florinites* (?) *pumicosus* (Ibrahim) Schopf et al.). Missing ts: BIN 450/16/16b. Locality: Donets Basin, near of Pervomajsk city; coal ball from coal seam k₈, the C₂⁵ Formation, Moscovian, Middle Carboniferous.
- Arthropitys variabilis* Snigirevskaya – published in Snigirevskaya, 1967, p. 14, pl. IV, fig. 3–6, pl. V, fig. 1–3, text-fig. 2. Figured ts: BIN 450/16/1a [№ 3], BIN 450/16/12b, BIN 450/16/17b, BIN 450/16/24b, BIN 450/16/43a, BIN 450/16/47b, BIN 450/16/49b (holotype on the ts: BIN 450/16/1a – BIN 450/16/4a, specimen BIN 450/16, paratypes on the ts: BIN 450/16/12b, BIN 450/16/24b, BIN 450/16/43a – BIN 450/16/45a, BIN 450/16/47h (indicated incorrectly, should read BIN 450/16/47b)). Missing ts: BIN 450/16/17b. **Holotype figured in this article in pl. II, fig. 1–3.** Locality: Donets Basin, near of Pervomajsk city; coal ball from coal seam k₈, the C₂⁵ Formation, Moscovian, Middle Carboniferous.

Arthropitys hirmeri Knoell – published in Snigirevskaya, 1967, p. 15, pl. V, fig. 5–8. Figured ts: BIN 450/14/3a – BIN 450/14/5a. Missing ts: BIN 450/14/4a, BIN 450/14/5a. Locality: Donets Basin, near of Pervomajsk city; coal ball from coal seam k_8 , the C_2^5 Formation, Moscovian, Middle Carboniferous.

Stewartopteris singularis Morgan et Delevoryas emend. Snigirevskaya – published in Snigirevskaya, 1967, p. 17–20, pls. VI–VII, text-fig. 3, 4, 5.1.–5.3. Described ts: BIN 450/16/28b, BIN 450/16/29b, BIN 450/16/39a – BIN 450/16/42a, BIN 450/16/44a. Figured ts: BIN 450/16/2a, BIN 450/16/28b [№ 2], BIN 450/16/29b [№ 1], BIN 450/16/38a – BIN 450/16/42a, BIN 450/16/40a [№ 2]. Figured peels: BIN 450/16/41a, peel 10 [№ 1], BIN 450/16/41a, peel 11 [№ 1], BIN 450/16/41a, peel 12 (by hand of NS corrected: peel 13) [№ 1], BIN 450/16/41a, peel 14 [№ 1]. Missing ts: BIN 450/16/2a, BIN 450/16/38a. Locality: Donets Basin, near of Pervomajsk city; coal ball from coal seam k_8 , the C_2^5 Formation, Moscovian, Middle Carboniferous.

Stewartopteris sp. – published in Snigirevskaya, 1967, p. 20, pl. VIII, text-fig. 5.4–5.11. Described ts: BIN 450/16/5a, BIN 450/16/6a, BIN 450/16/18b – BIN 450/16/22b, BIN 450/16/27b, BIN 450/16/32a – BIN 450/16/38a, BIN 450/16/50a. Figured ts: BIN 450/16/19b, BIN 450/16/20b, BIN 450/16/22b [№ 4], BIN 450/16/21b, BIN 450/16/22b, BIN 450/16/33a [№ 5], BIN 450/16/37a, BIN 450/16/37a [№ 1]. Missing ts: BIN 450/16/6a, BIN 450/16/18b – BIN 450/16/21b, BIN 450/16/27b, BIN 450/16/32a. Locality: Donets Basin, near of Pervomajsk city; coal ball from coal seam k_8 , the C_2^5 Formation, Moscovian, Middle Carboniferous.

Selaginellites cf. crassicinctus Hoskins et Abbott – published in Snigirevskaya, 1972, p. 197, pl. I, fig. 1. Figured ts: BIN 450/15/1a. Locality: Donets Basin; seam k_8 , the C_2^5 Formation, Middle Carboniferous.

Selaginellites sp. – published in Snigirevskaya, 1972, p. 197, pl. II, fig. 1. Figured ts: BIN 450/16/13b. Locality: Donets Basin; seam k_8 , the C_2^5 Formation, Middle Carboniferous.

Stigmaria ficoides (Sternberg) Brongniart – published in Snigirevskaya, 1984b, fig. 2. Figured ts: BIN 450/15/7b.

Lepidostrobus takhtajanii – published in Snigirevskaya, 1984b, fig. 3. Figured ts: BIN 450/15/8b.

Selaginellites sp. – published in Snigirevskaya, 1984b, fig. 4. Figured ts: BIN 450/16/13b.

«Bothryopterids» – published in Snigirevskaya, 1986, p. 133. Figured specimen: BIN 450/16.

Lepidodendron vasculare Binney – published in Snigirevskaya, 1986, p. 126, pl. II, fig. 1. Figured ts: 450/15/5b. Locality: Donets Basin, the mine Pervomajskaya; coal seam k_8 .

Collections 452, 457. Coal balls, woods, compressions; Kuznetsk Basin; Devonian–Jurassic; collected by N. S. Snigirevskaya in 1956. BIN 452 – 505 specimens; BIN 457 – 300 specimens.

In Snigirevskaya (2010, p. 759) some specimens from collection 457 are described without references to collection numbers.

Collections 455, 861. Coal balls, woods in coals, compressions; Donets Basin, village Mar'evka; Carboniferous; collected by N. S. Snigirevskaya in 1958, 1964. BIN 455 – 905 specimens; BIN 861 – 340 specimens.

Mesidiophyton paulus Leisman – published in Snigirevskaya, 1972, p. 197, pl. I, fig. 2. Figured ts: BIN 861/253/9a. Locality: seam l_3 , the C_2^6 Formation, Middle Carboniferous.

Anachoropteris sp. – published in Snigirevskaya, 1972, p. 197, pl. I, fig. 3. Figured ts: BIN 861/253/5a. Locality: seam l_3 , the C_2^6 Formation, Middle Carboniferous.

Cordaites principalis (Germar) Geinitz – published in Snigirevskaya, 1972, p. 197, pl. I, fig. 6. Figured ts: 861/253/5a. – Snigirevskaya, 1984b, p. 1691, fig. 1. Figured ts: BIN 861/253/5a. – Snigirevskaya, 1986, p. 126. Described specimens: BIN 861/164, BIN 861/173, BIN 861/253. Missing specimens: BIN 861/164, BIN 861/173. Locality: seam l_3 , the C_2^6 Formation, Middle Carboniferous.

Cordaites felicis Benson – published in Snigirevskaya, 1972, p. 197. Figured ts: BIN 861/181.

Cardiocarpus leclercqiae Snigirevskaya – published in Snigirevskaya, 1972, p. 197, pl. II, fig. 5–8. Figured ts: BIN 861/37/12b, BIN 861/37/26a, BIN 861/37/31b (all three – paratypes). Locality: seam l_3 , the C_2^6 Formation, Middle Carboniferous.

Several microphotographs from collection BIN 861 have been figured in Snigirevskaya (1984b) to illustrate the methods of anatomical study of plant tissues in petrified peat.

Paurodendron fraipontii (Leclercq) Fry – published in Snigirevskaya, 1986, p. 126, pl. I, fig. 1, 2. Figured ts: BIN 861/147/1a. Locality: the coal mine 12 Ol'hovatka; upper part of coal seam l_3 , Middle Carboniferous. Figured ts: BIN 861/102/2a. Locality: the coal mine Chajkino southern, coal seam l_3 . Missing ts: BIN 861/102/2a.

- Amyelon radicans* (Williamson) Williamson – published in Snigirevskaya, 1986, p. 126, pl. II, fig. 2–5. Figured ts: BIN 861/339/2c, BIN 861/339/3c. Locality: the coal mine Kantarnaya; coal seam l_3 , Middle Carboniferous.
- cf. *Bowmanites jablokovii* – published in Zodrow et al., 2002, p. 393, pl. 2, fig. 1, 2. Described specimen: BIN 861/250. Locality: seam l_3 , Middle Carboniferous.
- cf. *Physostoma stellatum* Holden – published in Zodrow et al., 2002, p. 393, pl. 3, fig. 1, 2, 4. Figured specimen: BIN 861/250. Locality: seam l_3 , Middle Carboniferous. Figured specimen: BIN 861/128. Locality: seam k_8 , Middle Carboniferous.
- Stigmara ficoides* – published in Zodrow et al., 2002, p. 393, pl. 2, fig. 3, 4, pl. 4, fig. 1, pl. 5, fig. 3. Figured specimens: BIN 861/56, BIN 861/125, BIN 862/125 (indicated incorrectly, should read BIN 861/125). Locality: seam k_8 , Middle Carboniferous.
- Collection 456.** Compressions with preserved tissues; Donets Basin, village Karbonit, clay quarry № 1; Carboniferous, Permian; collected by N. S. Snigirevskaya in 1963 (expedition of O. P. Fissunenka). 35 specimens.
- Collection 459.** Compressions; Donets Basin, near of village Veselaya, ravine B. Fomina 7; Middle Carboniferous; collected by N. S. Snigirevskaya. 22 specimens.
- Collection 862.** Coal balls; Donets Basin, several localities; Middle Carboniferous; collected by N. A. Redichkin (received in 1966). 29 specimens.
- Cardiocarpus leclercqiae* – published in Snigirevskaya, 1972, p. 197, pl. II, fig. 2–4. Figured ts: BIN 862/18/6a (holotype), BIN 862/5/12c (paratype). **Holotype figured in this article in pl. II, fig. 4, 5.** Locality: seam l_6 , the C_2^6 Formation, Middle Carboniferous.
- Snigirevskaya, 1984b. Described specimen: BIN 862/3/5a.
- Snigirevskaya, 1986. Described specimen: BIN 862/28.
- Sphenophyllum plurifoliatum* – published in Zodrow et al., 2002, p. 393, pl. 1, fig. 2, 3. Figured specimens: BIN 862/9, BIN 862/12. Locality: seam l_6 , Middle Carboniferous.
- Mesoxylon* sp. – published in Zodrow et al., 2002, p. 393, pl. 1, fig. 4. Figured specimen: BIN 862/19. Missing specimen: BIN 862/19. Locality: seam l_6 , Middle Carboniferous.
- Lepidodendron vasculare* – published in Zodrow et al., 2002, p. 393, pl. 3, fig. 3. Figured specimen: BIN 862/12. Locality: seam l_6 , Middle Carboniferous.
- Stigmara ficoides* – published in Zodrow et al., 2002, p. 393, pl. 4, fig. 2, pl. 5, fig. 1–3. Figured specimens: BIN 862/9, BIN 862/12, BIN 862/24. Locality: seam l_6 , Middle Carboniferous. Figured specimen: BIN 862/125 (indicated incorrectly, should read BIN 861/125). Locality: seam k_8 , Middle Carboniferous.
- Collection 863.** Plant fossils with compressed tissues from coals, imprints on the splitting planes of huge cores (about 3 m in diameter), excellent preservation; Donets Basin, village Petrovka, drilling area № 40; Middle Carboniferous; collected by N. S. Snigirevskaya in 1964. 317 specimens.
- Collection 865.** Compressions with preserved tissues; Kuznetsk Basin; Carboniferous–Permian; collected by palaeozoological expedition of Borissjak Palaeontological Institute Academy of Sciences, USSR, Moscow in 1952 (Collection in BPI № 743); received from T. G. Sarytcheva in 1963. 108 specimens. In Snigirevskaya (2010) some specimens from collection 865 are described without references to collection numbers.
- Collections 888, 1170.** Petrifications of *Asterochlaenopsis kirgizica* (Stenzel) Sahni; Central Kazakhstan, Karaganda Basin, Churubaj-Nura industrial area, about 40 km to SW from the city Karaganda; middle part of the Karaganda Formation, Visean–Namurian (Serpukhovian), Lower Carboniferous. Specimen 1 – roof of the seam K_{12} , depth 475,0 m, field number 11786; specimen 2 – borehole 11657, depth 124,5–124,65 m, interlayer 0,20 cm, core in the interval of rocks between coal seams K_{13} and K_{12} – the mine named after Kalinin, borehole 19165; collected by E. A. Slatvinskaya (VSEGEI); received from A. A. Kuznetsova (Karaganda, coal-chemical laboratory).
- Asterochlaenopsis kirgizica* – published in Snigirevskaya et al., 1999b, p. 447, text-fig. 1, 2 (specimen numbers are not indicated) (see also: Zdebska, Snigirevskaya, 2001).
- Collection 1151.** Compressions, petrifications; Donets Basin, several localities; Devonian, Carboniferous, Permian; collected by N. S. Snigirevskaya in 1974.
- Collection 1156.** Coal balls, mineral interlayers in the coals; Donets Basin; Middle Carboniferous; specimen BIN 1156/2 – i_3^b , the mine Molodogvardejskaya, 445 m from the entrance; specimens BIN 1156/3, BIN 1156/4 – coalified siltstone, Pelecypoda-Horizon in the seam k_2^4 ; collected by A. M. Lapteva. 4 specimens.

Coal ball – Snigirevskaya, 1973, p. 124, pl. V, fig. 1.

Collection 1158. Coal balls; Donets Basin, village Annenka, the mine Annenskaya; mine dumps of the seams l_3 – l_4 ; collected by N. S. Snigirevskaya in 1976 (field-book № 2 for 1976, point XI HC/1976). The collection suffered water damage, some specimens are lost.

Collection 1159. Coal balls; Donets Basin, the mine Mihajlovskaya-12, mine dumps; collected by N. S. Snigirevskaya in 1976. 2 specimens.

Collection 1160. Coal balls; Donets Basin, Pervomajsk city, the mine named after Menzhinskij; seams l_2 , l_3 , l_4 , l_6 , l_8 , Middle Carboniferous; collected by N. S. Snigirevskaya in 1976.

Collection 1162. Coal balls; Donets Basin, village Mar'evka, 5th area, Peter mine; Middle Carboniferous; collected by N. S. Snigirevskaya. The collection suffered water damage, some specimens are lost.

Collection 1163. Coal balls; Donets Basin, village Mar'evka, Zolotoe-5, along the left bank of the Kamyshevakh River, the Mar'jevka antecline; a series of mine dumps along the l_3 seam, Middle Carboniferous; collected by N. S. Snigirevskaya, S. M. Snigirevsky in 1976. 11 specimens.

Collection 1164. Coal ball; Donets Basin, the mine Rodina, mine dumps; collected by N. S. Snigirevskaya in 1976. 1 specimen.

Collections 1167, 1168. Woods from «tobacco sandstones»; Donets Basin, village Mar'evka, left bank of the Kamyshevakh River, Mar'evka antecline; Middle Carboniferous; collected by N. S. Snigirevskaya, S. M. Snigirevsky in 1976. BIN 1167 – 22 specimens; BIN 1168 – 1 specimen.

In Snigirevskaya (2010) some specimens from collections 1167, 1168 are described without references to collection numbers.

Collection 1171. Coal balls; Donets Basin, Pervomajskugol', the mine «Sokologorovka»; eastern gallery of seam l_3 , horizon 400 m, about 120 m eastern of querschlag of seam l_2 to l_3 , Middle Carboniferous; collected by A. V. Lapo in 1977. Specimens are partially processed, but not published. 18 specimens.

Collection 1172. Coal balls; Donets Basin, Mine office «Pervomajskoje», the mine Mihajlovskaya; transport gallery (streck) of upper eastern «lava» of the seam l_6 , Middle Carboniferous; collected by A. V. Lapo in 1977. Specimens are partially processed, but not published. 21 specimens (field numbers 19–39).

Collection 1173. Coal balls, coal; Donets Basin, the mine «Zolotoe»; 2nd south «lava», seam l_3 , horizon 600 m, 140 m southern of querschlag l_6 – l_8 ; horizon 436 m, Middle Carboniferous; collected by A. V. Lapo in 1977. 13 specimens (field numbers 40–50 + 2 specimens without numbers).

Coal ball, seam l_3 – published in Zodrow et al., 2002, p. 393, pl. 4, fig. 3. Figured specimen: BIN 1173/1.

Collection 1174. Petrifications; Donets Basin, the mine «Zolotoe», seam l_6 ; the mine named after Kalinin, seam $k_2^{2h_{10}}$; Middle Carboniferous; collected by A. V. Lapo in 1977. Specimens are partially processed, but not published. 4 specimens (field numbers 51–54).

Collection 1490, 1491. Concretions in the coal; Donets Basin, Donetsk Region, village Petrovka, the mine Chelyuskincev; the C_2^5 – C_2^6 Formations; collected by N. S. Snigirevskaya in 1979. Total 7 specimens.

Collections 1494, 1669. Coal balls; Donets Basin, several localities; Middle Carboniferous; received from G. P. Vyrvich (Matsenko). Specimens are partially processed, but not published.

Collection 1670. Coal balls; Donets Basin, city Gukovo; Middle Carboniferous; collected by O. P. Fisunen in 1976.

Coal ball – published in Snigirevskaya, 1986. Described specimens: BIN 1670/1–3.

Collection 1672. Coal balls; Donets Basin, several localities; Middle Carboniferous; received from V. V. Kiryukov, February 22, 1986. Specimens are partially processed, but not published. 10 specimens.

Collection 1678. Coals; Dnepropetrovsk Region, western part of Donets Basin, Novomoskovsk city; collected by P. K. Ohotnik, A. N. Ratushnaya; received from T. G. Shendrik (Donetsk), June 1984.

In Snigirevskaya et al. (1988) some specimens from collection 1678 are described without references to collection numbers.

Collection 1681. Plant fossils; Carboniferous-Permian?; collected by N. S. Snigirevskaya during excursions of the International Palynological Conference (Novosibirsk, 1971), July 12–17, 1971.

Collection 1686. Coals from lens in sandstones; Donets Basin, east of settlement Starobeshevo, mountain Lysaya, nameless quarry; Lower Carboniferous (?); collected by N. S. Snigirevskaya, E. V. Zhelezkova in 1980.

Collection 1689. Compressions; Donets Basin, near of village Illiriya, ravines Dolgaya and Karaguz; collected by N. S. Snigirevskaya, S. M. Snigirevsky in 1975.

Permian

Collection 451. Coal balls, woods; Kuznetsk Basin, several localities; Upper Permian; collected by V. S. Yablokov. 80 specimens.

In Snigirevskaya (2010) some specimens from collection 451 are described without references to collection numbers.

Collections 452, 457. Coal balls, woods, compressions; Kuznetsk Basin; Devonian–Jurassic, predominantly Upper Permian; collected by N. S. Snigirevskaya in 1956. BIN 452 – 505 specimens; BIN 457 – 300 specimens.

In Snigirevskaya (2010) some specimens from collection 457 are described without references to collection numbers.

Collection 456. Compressions with preserved tissues; Donets Basin, village Karbonit, clay quarry № 1; Carboniferous, Permian; collected by N. S. Snigirevskaya in 1963 (expedition of O. P. Fissunenka). 35 specimens.

Collection 615. Woods of *Araucarioxylon* Kraus ex Schimper; Taimyr peninsula, plateau Syverma, the Heta River; the Erganak Formation, Upper Permian; collected by J. I. Pol'kin in 1959.

Araucarioxylon sp. – published in Snigirevskaya, Gromyko, 2000, p. 39, fig. 3. Figured ts: BIN 615/4.

Collections 718, 719, 720, 721. Plant fossils; Tunguska Basin, the Tajmura River; Upper Permian–Lower Triassic; collected by N. S. Snigirevskaya, A. A. Boruchinkina in 1970. BIN 718 – 14 specimens; BIN 719 – 1 specimen; BIN 720 – 20 specimens; BIN 721 – 7 specimens.

Collection 865. Compressions with preserved tissues; Kuznetsk Basin; Carboniferous–Permian; collected by palaeozoological expedition of Borissjak Palaeontological Institute (BPI) Academy of Sciences, USSR in 1952 (Collection in BPI № 743); received from T. G. Sarytcheva in 1963. 108 specimens.

In Snigirevskaya (2010) some specimens from collection 865 are described without references to collection numbers.

Collection 867. Compressions and petrifications; Tunguska Basin; Permian–Triassic–Jurassic?; collected by N. K. Mogutcheva; received in 1969. Specimens are partially processed, but not published. 39 specimens.

Collection 869. Petrifications and compressions; Tunguska Basin, several localities along the Nizhnyaya Tunguska and Tajmura rivers; the Tutonchana Formation, Permian–Triassic?; collected by A. P. Stepanov in 1965; received from G. N. Sadovnikov in 1969. Specimens are partially processed, but not published. 3 specimens.

Collection 889. Petrifications; Tunguska Basin, the Igodehkit River; Permian–Triassic; collected by A. A. Boruchinkina in 1967. Specimens are partially processed, but not published. 8 specimens.

Collections 890, 891, 1136, 1140, 1141. Compressions; Tunguska Basin; Permian, Triassic; collected by N. S. Snigirevskaya, A. A. Boruchinkina in 1969. Total 46 specimens.

Collection 896. Compressions with preserved tissues, petrifications, including woods; Tunguska Basin, right bank of the Tajmura River, upstream of Kerbe village and Tajmura threshold, shore-outcrops, several localities; Permian–Triassic; collected by N. S. Snigirevskaya, A. A. Boruchinkina in 1970.

Collection 898. Petrifications and compressions; Tunguska Basin, several localities; Permo-Triassic; collected by G. N. Sadovnikov. Specimens are partially processed, but not published.

Collection 1151. Compressions, petrifications; Donets Basin, several localities; Devonian, Carboniferous, Permian; collected by N. S. Snigirevskaya in 1974.

Collection 1165. Petrified «cone»; Ufa city, Sima factory; the Yangatau Formation, Artinskian, Lower Permian; received from V. P. Vladimirovich in 1978. Specimens are partially processed, but not published.

Triassic

Collections 452, 457. Woods, compressions; Kuznetsk Basin; Devonian–Jurassic; collected by N. S. Snigirevskaya in 1956. BIN 452 – 505 specimens; BIN 457 – 300 specimens.

In Snigirevskaya (2010) some specimens from collection 457 are described without references to collection numbers.

Collection 712. Plant fossils; the Van'ga River; Triassic; collected by A. A. Boruchinkina. Specimens are partially processed, but not published.

Collections 718, 719, 720, 721. Plant fossils; Tunguska Basin, the Tajmura River; Upper Permian–Lower Triassic; collected by N. S. Snigirevskaya, A. A. Boruchinkina in 1970. BIN 718 – 14 specimens; BIN 719 – 1 specimen; BIN 720 – 20 specimens; BIN 721 – 7 specimens.

- Collection 776.** Plant fossils; Middle Siberia, Tunguska River Basin, different localities; Triassic. Collected by N. K. Mogutcheva.
- Septomedullocaulon putoranicum* Snigirevskaya, Gromyko et Mogutcheva – published in Snigirevskaya et al., 1999a, p. 130, pl. I, fig. 1, 1a, 1b, 2–4, pl. II, fig. 1, 1a, 2–4, pl. III, fig. 1–4. Figured specimen: BIN 776/1 (holotype). Figured ts: BIN 776/1/1 – BIN 776/1/7. **Holotype figured in this article in pl. V, fig. 1–3.** Type locality (after N. K. Mogutcheva): the Kurejka River, outcrop 33, 60°N, 90°E; upper member of the Dvurogij Formation, Induan – lower part of Olenekian, Lower Triassic.
- Septomedulloxylon putoranicum* Snigirevskaya, Gromyko et Mogutcheva in msc. (the generic name is erroneously named *Septomedulloxylon* instead of *Septomedullocaulon*) – published in Snigirevskaya, Gromyko, 2000, p. 39, fig. 1, 2. Figured ts: BIN 776/1/3.
- Chromorhiza dobruskinae* Snigirevskaya et Mogutcheva – published in Snigirevskaya, Mogutcheva, 2010, p. 40, pl. I, fig. 1–4, pl. II, fig. 1–3, pl. III, fig. 1–3, 3a. Figured specimen: BIN 776/5 (type specimen). Figured ts: BIN 776/5/1 (holotype), BIN 776/5/2–4 (isotypes). **Holotype figured in this article in pl. V, fig. 6–8.** Type locality: Tunguska syncline, right bank of the Kiramka River, 10 km above of its inflow; the Nidym Formation, Olenekian–Anisian, Lower Triassic.
- Collection 866.** Petrified plants; East Siberia, Evenkia national county, Ilimpiya district, Tunguska Basin, right bank of the Nizhnyaya Tunguska River, 2 km downstream of the settlement Amo (Kislokan), coastal outcrops against the tip of a sandy island, at the mouth of a stream, 100 m upstream of the borehole of VAGT (Vsesoyuznyj Aehrogeologicheskij trest), 1972 (group of E. L. Fischer); Korvunchana Group, the Tutonchana Formation, Permo-Triassic or Early Triassic(?); collected by L. I. Isajeva in 1966–68; received from G. N. Sadovnikov in 1969. 60 specimens.
- Takhtajanodoxa* Snigirevskaya – published in Snigirevskaya, 1980a, p. 95.
- Takhtajanodoxa mirabilis* Snigirevskaya – published in Snigirevskaya, 1980a, p. 95, fig. 1, 2. Figured specimens: BIN 866/39 (holotype), BIN 866/31. **Holotype figured in this article in pl. III, fig. 1–4.** – Snigirevskaya, 1980b, p. 51, pl. I, fig. 3, 5, pl. II, fig. 6, 7, pl. III, fig. 1, 2, pl. IV, fig. 2, pl. V, fig. 1–4, pl. VI, fig. 1, 1a, 1b, 2. Figured specimens: BIN 866/1, BIN 866/5, BIN 866/9, BIN 866/15, BIN 866/39, BIN 866/39/3a. Figured ts: BIN 866/31, BIN 866/39/1a, BIN 866/39/9a, BIN 866/39/16a, BIN 866/61. – Snigirevskaya, 1989a, p. 74, pl. I, fig. 2, 3. Figured specimen: BIN 866/15. Figured ts: 866/39/16a.
- Takhtajanodoxaceae Snigirevskaya – published in Snigirevskaya, 1980b, p. 43.
- Takhtajanodoxales Snigirevskaya – published in Snigirevskaya, 1980b, p. 43.
- Takhtajanodoxa longicaulis* (Burges) Snigirevskaya – published in Snigirevskaya, 1989a, p. 82.
- Pleuromeia* Corda ex Germar – published in Snigirevskaya, 1989a, p. 84.
- Collections 867, 1134, 1135.** Compressions and petrifications; Tunguska Basin; Permian–Triassic–Jurassic?; collected by N. K. Mogutcheva; received in 1969. Specimens are partially processed, but not published. BIN 867 – 39 specimens; BIN 1134 – 4 specimens; BIN 1135 – 1 specimen.
- Collection 868.** Compressions and petrifications; East Siberia, Evenkia national county, right bank of the Nizhnyaya Tunguska River, 2 km downstream of settlement Amo (Kislokan), coastal outcrops against the tip of a sandy island; Permian–Triassic or Early Triassic (?); collected by A. A. Boruchinkina, S. D. Makarova, E. K. Obonickaya, A. A. Yuon in 1967; received from E. K. Obonickaya in 1972. 32 specimens.
- Takhtajanodoxa mirabilis* – published in Snigirevskaya, 1980b, p. 51, pl. I, fig. 4, 4a. Figured specimen: BIN 868/20.
- Collection 869.** Petrifications and compressions; Tunguska Basin, several localities along the Nizhnyaya Tunguska and Taymura rivers; the Tutonchana Formation, Permian–Triassic?; collected by A. P. Stepanov in 1965; received from G. N. Sadovnikov in 1969. 3 specimens. Specimens are partially processed, but not published.
- Collection 885.** Anatomically preserved petrifications, predominated *Osmundacaulis* sp. (together with *Takhtajanodoxa*); East Siberia, Evenkia national county, Tunguska River Basin, right bank of the Nizhnyaya Tunguska River, 2 km downstream of settlement Amo (Kislokan), coastal outcrops against the tip of a sandy island, at the mouth of a stream, 100 m upstream of the borehole of VAGT of 1972; the Tutonchana Formation, Early Triassic (?); collected by G. N. Sadovnikov in 1969. 17 specimens. Specimens are partially processed, but not published.
- Collections 886, 890, 891.** Anatomically preserved plant petrifications and compressions; Tunguska Basin; Upper Permian–Lower Triassic (?); collected by A. A. Boruchinkina, N. S. Snigirevskaya in 1969. Total 40 specimens.

Collection 889. Petrifications; Tunguska Basin, the Igodehkit River; Permian–Triassic; collected by A. A. Boruchinkina in 1967. Specimens are partially processed, but not published. 8 specimens.

Collection 892. Petrifications and compressions of *Takhtajanodoxa mirabilis*; East Siberia, Evenkia national county, Tunguska River Basin, right bank of the Nizhnyaya Tunguska River, 2 km downstream of settlement Amo (Kislokan); Early Triassic (?); collected by E. K. Obonickaya in 1968. Specimens are partially processed, but not published. 14 specimens.

Collections 893, 898. Petrifications and compressions; Tunguska Basin, several localities; Permo-Triassic; collected by G. N. Sadovnikov in 1968. Specimens are partially processed, but not published. Total 7 specimens.

Collection 894. Petrifications; Tunguska River Basin, 3 km downstream of settlement Amo (Kislokan); Lower Triassic (?); collected by S. D. Makarova, N. Afanas'eva in 1968; received from G. N. Sadovnikov in 1970 (in his opinion, the specimens come from the Verkhnyaya Korvunchana subformation of the Burgarikta Formation).

Takhtajanodoxa mirabilis – published in Snigirevskaya, 1980b, p. 51, pl. I, fig. 1, pl. II, fig. 3, pl. IV, fig. 1. Figured specimens: BIN 894/1, BIN 894/6. – Snigirevskaya, 1989a, p. 74, pl. I, fig. 1. Figured specimen: BIN 894/6.

Takhtajanodoxa longicaulis – published in Snigirevskaya, 1989a, p. 82.

Pleuromeia – published in Snigirevskaya, 1989a, p. 84.

Collection 895. Petrifications of *Takhtajanodoxa mirabilis*; Tunguska Basin, several localities; Upper Permian–Lower Triassic (?); collected by N. G. Verbickaya, E. K. Obonickaya in 1968. Specimens are partially processed, but not published. 40 specimens.

Collections 896, 899, 1137. Compressions, petrifications, including woods; Tunguska Basin, several localities; Permian–Triassic; collected by N. S. Snigirevskaya, A. A. Boruchinkina in 1970.

Takhtajanodoxa mirabilis – published in Snigirevskaya, 1980b, p. 51, pl. I, fig. 2, pl. II, fig. 2, 2a, pl. VI, fig. 3. Figured specimens: BIN 899/112, BIN 899/200, BIN 899/257. Missing specimens: BIN 899/112, BIN 899/257.

Collections 1132, 1133. Petrifications; Tunguska Basin, Kislokan settlement; Lower Triassic; collected by N. S. Snigirevskaya in 1971. Total 22 specimens.

Takhtajanodoxa mirabilis – published in Snigirevskaya, 1980b, p. 51, pl. II, fig. 4, 5, pl. III, fig. 3, 3a, 4, pl. IV, fig. 3, 3a. Figured specimens: BIN 1133/26a, BIN 1133/26b. Figured ts: BIN 1133/26/3a, BIN 1133/26/29a, BIN 1133/26/32a. Missing ts: BIN 1133/26/3a, BIN 1133/26/32a.

Collection 1161. Strobilus of *Pleuromeia rossica* Neuburg with megasporangia and megaspores; Yaroslavl' Region, right bank of the Volga River, village Krasnoe; the Rybinsk Formation, Olenekian, Lower Triassic; collected by M. I. Ivakhnenko (BPI); received from A. T. Burakova.

Megaspores of *Pleuromeia rossica* – published in Zhelezkova, 1985, p. 472, pl. I, fig. 1. Figured specimen: BIN 1161/1.

Collection 1692. Plant fossils; Taymyr peninsula and other localities; Triassic; collected by N. K. Mogutcheva. *Aetophyllum stipulare* Brongniart – published in Fefilova et al., 2007, p. 119, pl. I, fig. 1–10, pl. II, fig. 1–3, pl. III, fig. 1–7, pl. IV, fig. 1–5. Figured specimen: BIN 1692/1 (field number 2246–37/3) and ts, made from it. Locality: Middle Siberia, the Avam River; lower subformation of the Dvurogij Formation, Induan–Olenekian.

Collection 1699. *Pleuromeia rossica*; Jaroslavl' Region, near of the city Rybinsk, village Tihvinskoe; collected by T. M. Zhukova in 2004; received from S. M. Snigirevsky. Specimens are partially processed, but not published. Collection 1699 includes other fossil remains of *Pleuromeia* from different regions of the former USSR.

Jurassic

Collections 452, 457. Woods, compressions; Kuznetsk Basin; Devonian–Jurassic; collected by N. S. Snigirevskaya in 1956. BIN 452 – 505 specimens; BIN 457 – 300 specimens.

In Snigirevskaya (2010) some specimens from collection 457 are described without references to collection numbers.

Collection 1157. Plant fossils; Eastern Siberia, Republic of Yakutia, the Chona River, right tributary of Vilyui River, 17 km upstream of the Marhaj River; horizon of highly carbonized dark gray mudstones of marine origin, lower-middle parts of Lower Jurassic; collected by N. N. Tazikhin (VSEGEI) in 1955; received from I. A. Shilkina. 1 specimen.

Matoniopteris sibirica Snigirevskaya – published in Snigirevskaya, 1977, p. 858, text-fig. on the p. 859, pl. I, fig. 1–8, pl. II, fig. 1–8. Figured specimen: BIN 1157/1 (holotype). Figured ts: BIN 1157/1/*m*/1°, BIN 1157/1/*m*/1, BIN 1157/1/*m*/2°, BIN 1157/1/1 ∂ /7, BIN 1157/1/2g/2 (indicated incorrectly, should read BIN 1157/1/2 ∂ /2), BIN 1157/1/*л*/8, BIN 1157/1/*л*/9, BIN 1157/1/2 ∂ /4, BIN 1157/1/2 ∂ /14, BIN 1157/1/2 ∂ /17, BIN 1157/1/*m*/23 (index decoding: *m*/... – mother rhizom; 1 ∂ , 2 ∂ – 1st and 2nd daughter rhizomes respectively; *л*/... – leaf petiole). Missing ts: BIN 1157/1/*л*/8, BIN 1157/1/*m*/23, BIN 1157/1/2 ∂ /17. **Holotype figured in this article in pl. II, fig. 6–8.**

Cretaceous

Collection 900. Petrifications; south-eastern Mongolia, 315 km to the south of Ulan-Bator, between Del'ger-Khangoj ridge and Argalanty mountain; collected by B. M. Chudinov in 1931; received from M. F. Neuburg in 1956. 2 specimens.

Cycadeoidea mongolica Neuburg – published in Neuburg, 1932, p. 200.

Tertiary

Collection 1697. Plant fossils and detritus; Ukraine, Ovruch depression, borehole 168; collected by V. V. Furtes.

Note: The text of the article (Snigirevskaya et al., 1990) states (p. 916): «thin sections from the collection of V. V. Furtes». However, all materials (specimens, preparations, images) are stored in the collection BIN 1697.

Quaternary and recent

Collection 3207. Coaly slate from the bottom of the Atlantic Ocean; collected by L. E. Shterenberg (GIN RAS, Moscow).

Note: In the text of the article (Shterenberg, Snigirevskaya, 1994) the collection number is not specified. In BIN is stored in the collection 3207.

Collection 3209. Recent an fossil remains of *Nelumbo*, materials to the diploma and articles; several places; collected by N. S. Snigirevskaya, different years.

Nelumbo Adans. – published in Snigirevskaya, 1955, 1964c, 1974, 1992.

Also, the BIN collections as a whole were described in the articles by Iljinskaya et al. (1965) and Snigirevskaya (1987a).

ACKNOWLEDGMENTS

The authors are grateful to the head of Laboratory of the Palaeobotany N. V. Nosova for the help in organizational matters. The work was carried out within the framework of the institutional research projects (AAAAA19-119030190018-1 and 122011900029-7) of the BIN RAS (St. Petersburg, Russia) and of the Research project of St. Petersburg State University INI_2019 («Late Devonian paleosols and root systems of the Northern Timan (Russian Arctic)»). The type specimens were photographed in the Laboratory of Palaeobotany (BIN) and in the Resource Centers of St. Petersburg State University «Microscopy and Microanalysis» and «X-ray diffraction methods».

REFERENCES

- Andrews, H. N. 1980. The fossil hunters, in search of ancient plants. Ithaca, N.Y., London: Cornell Univ. Press, 421 p.
- Cronquist, A. 1981. An integrated system of classification of flowering plants. New York: Columbia Univ. Press, 1262 p.
- Fefilova, L. A., Mogutcheva, N. K., Snigirevskaya, N. S. 2007. First discovery of *Aetophyllum* cone (Coniferales) with pollen of *Alisporites* and *Triadispora in situ* in volcanic sediments of Tunguska Basin (Middle Siberia, plateau Putorana). – Trudy of NIIGA-VNIIOkeangeologiya, 211: 119–130. (in Russian).
- Iljinskaya, I. A., Dorofeev, P. I., Samylina, V. A., Snigirevskaya, N. S., Shilkina, I. A. 1965. Palaeobotanical collections of the V. L. Komarov Botanical Institute of the Academy of Sciences of the U.S.S.R. (To the 250 anniversary of BIN). – Botanicheskii Zhurnal, 50(10): 1490–1497. (in Russian).
- Karatygin, I. V., Snigirevskaya, N. S. 2004. Palaeontologic evidences on an origin of the basic taxonomic groups of Fungi. – Mycology and phytopatology, 38(5): 15–31. (in Russian with English abstract).

- Karatygin, I. V., Snigirevskaya, N. S. 2011. Simbiotrofnye griby v paleoehkosistemakh devona [Symbiotrophic fungi in the Devonian palaeoecosystems]. – Aktual'nye problemy biologii i ehkologii. Sbornik nauchnykh trudov, posvyashchennyj 80-letiyu E. I. Slepjana. St. Petersburg, p. 159–169. (in Russian).
- Karatygin, I. V., Snigirevskaya, N. S., Demchenko, K. N. 2006a. Species of the genus *Glomites* as plant mycobionts in Early Devonian ecosystems. – Paleontological Journal, 40 (5): 572–579. <https://doi.org/10.1134/S0031030106050121>
- Karatygin, I. V., Snigirevskaya, N. S., Demchenko, K. 2006b. Endomicorrhizae of plants from the Early Devonian ecosystems. – Mycology and phytopatology, 40(6): 494–501. (in Russian with English abstract).
- Karatygin, I. V., Snigirevskaya, N. S., Vikulin, S. V. 2009. The most ancient terrestrial lichen *Winfrenatia reticulata*: a new find and new interpretation. – Paleontological Journal, 43(1): 107–114. <https://doi.org/10.1134/S0031030109010110>
- Karatygin, I. V., Snigirevskaya, N. S., Vikulin, S. V. 2010. Symbiosis between fungus and cyanobacteria in Devonian. – Mycology and phytopatology, 44(1): 31–36. (in Russian with English abstract).
- Lemoigne, Y., Iurina, A., Snigirevskaya, N. 1983. Revision du genre *Callixylon* Zalesky, 1911 (*Archaeopteris*) du Dévonien. – Palaeontographica B, 186(4/6): 81–120.
- Neubourg, M. 1932. Contributions à l'étude de trouvaille d'un tronc de *Cycadeoidea* à la Mongolie du Sud-Ouest. – C. R. Acad. Sci. URSS, 1932: 200–201. (in Russian).
- Popov, L. E., Snigirevskaya, N. S. 1994. Anderkenyn-Akchoku. Middle Ordovician. – Proceedings of the Komarov Botanical Institute, 12: 66. (in Russian).
- Scheckler, S. E., Snigirevskaya, N. S., Hill, S. 1997. Endosporic gametophytes of the heterosporous Late Devonian (Frasnian) progymnosperm *Archaeopteris archetypus* (= *A. obtusa*). – Amer. J. Bot., Suppl., Abstr., 84(6): 141.
- Schweitzer, H.-J. 2006. Die Oberdevon-Flora der Bäreninsel. 5. Gesamtübersicht. – Palaeontographica B, 274(1/6): 1–191. <https://doi.org/10.1127/palb/274/2006/1>
- Shetler, S. G. 1967. The Komarov Botanical Institute. 250 years of Russian research. Washington, D.C.: Smithsonian Institution Press, 240 p. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.46347>
- Shterenberg, L. E., Snigirevskaya², N. S. 1994. Fragment of carbonaceous shale from the equatorial Atlantic. – Bulletin of the commission on Quarternary, 61: 50–55. (in Russian with English abstract).
- Snigirevskaya, N. S. 1955. To the morphology of Nymphaeales pollen. – Botanicheskii Zhurnal, 40(1): 108–115. (in Russian).
- Snigirevskaya, N. S. 1958. Anatomical study of fossil leaves (phylloids) of some lycopsids in Donets Basin coal balls. – Botanicheskii Zhurnal, 43(1): 106–112. (in Russian).
- Snigirevskaya, N. S. 1959. On the morphology and the anatomy of the genus *Sphenophyllum* (*Sphenophyllum plurifoliatum* in coal balls of Donets Basin). – Paleontological Journal, 2: 109–122. (in Russian).
- Snigirevskaya³, N. S. 1961. The genus *Botryopteris* in the coal balls from the Donets Coal Basin. – Botanicheskii Zhurnal, 46(9): 1329–1335. (in Russian).
- Snigirevskaya⁴, N. S. 1962. The remnants⁵ of Sphenophyllaceae with traces of sporulation found in the coal balls from the Donets Coal Basin. – Botanicheskii Zhurnal, 47(4): 546–552. (in Russian).
- Snigirevskaya, N. S. 1964a. Anatomicheskoe issledovanie ostatkov nekotorykh srednekamennougol'nykh rastenij iz ugol'nykh pochek Doneckogo bassejna [Anatomical study of the remains of some Middle Carboniferous plants from the coal balls of the Donets Basin]. PhD Thesis. BIN, Leningrad. (in Russian).
- Snigirevskaya, N. S. 1964b. An anatomical study of the plant remains from the Donets coal balls. I. Lepidodendraceae. – Acta Komarov Botan. Instit., ser. 8, 5: 5–38. (in Russian with English abstract).
- Snigirevskaya, N. S. 1964c. Contributions to the morphology and taxonomy of the genus *Nelumbo* Adans. – Flora et systematica plantae vasculares, ser. 1, 13: 104–172. (in Russian with English abstract).
- Snigirevskaya, N. S. 1967. The remains of *Calamites* and psaroniaceous ferns in coal balls of the Donets Basin. – Acta Komarov Botan. Instit., ser. 8, 6: 5–28. (in Russian with English abstract).

² In publication – **Snigirevskaya**.

³ In publication – **Snigirevskaya**

⁴ In publication – **Snigirevskaya**

⁵ In publication – **raunants**

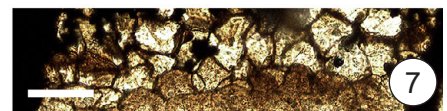
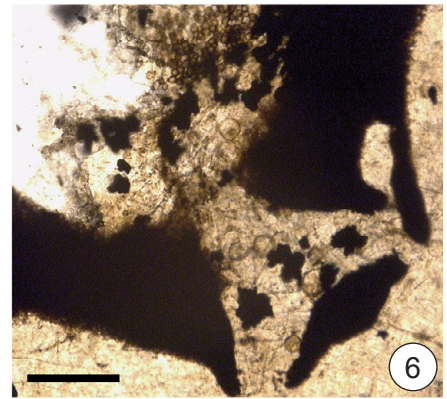
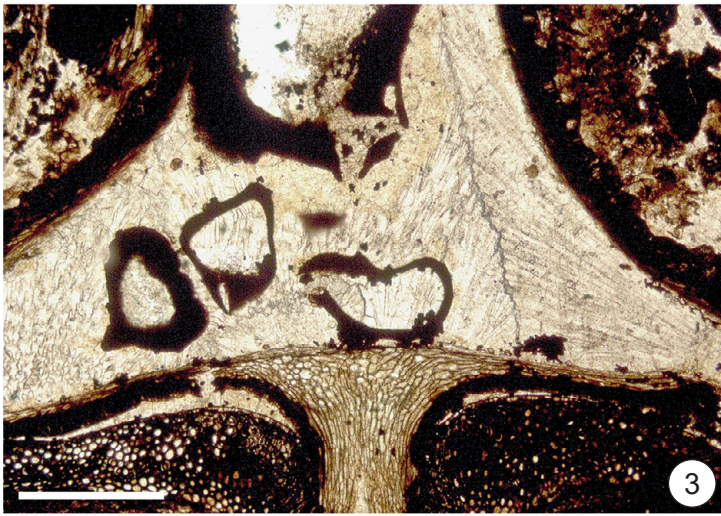
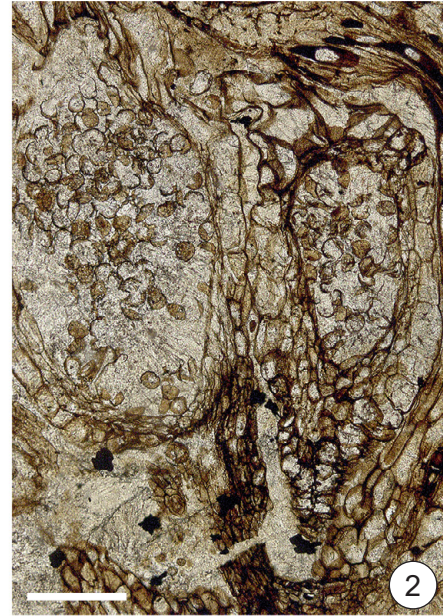
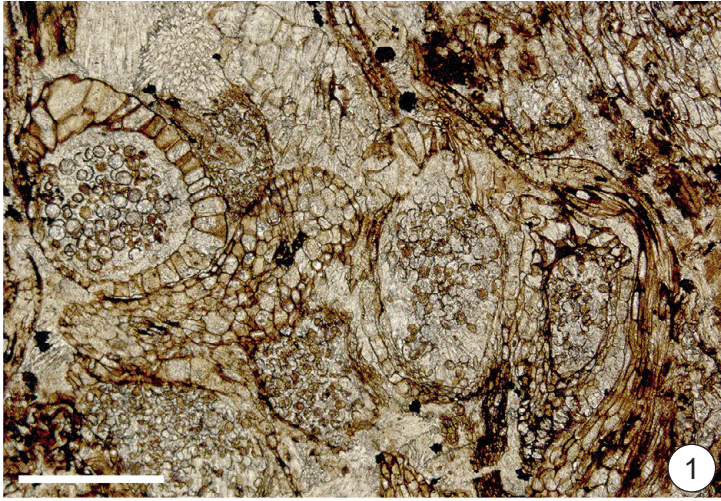
- Snigirevskaya, N. S. 1972. Studies of coal balls of the Donets Basin. – *Rev. Palaeobot. Palynol.*, 14(1–2): 197–204. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(72\)90019-X](https://doi.org/10.1016/0034-6667(72)90019-X)
- Snigirevskaya, N. S. 1973. Donets coal balls and some⁶ aspects of their paleobotanical study. – *Respublikanskij mizhvidomchij zbirnyk «Vikopni fauna i flora Ukrainy»*, issue 1. Kyiv: Naukova Dumka, p. 124–133. (in Ukrainian with English abstract).
- Snigirevskaya, N. 1974. Nelumbonaceae. – Fossil flowering plants of the USSR, 1: 88–89. (in Russian).
- Snigirevskaya, N. S. 1977. Rhizome of the matoniaceous fern (Family Matoniaceae, Order Filicales) from the Jurassic deposits of East Siberia. – *Botanicheskii Zhurnal*, 62(6): 858–862. (in Russian).
- Snigirevskaya, N. S. 1980a. A new fossil genus of Isoëtopsida in the Early Triassic of East Siberia. – *Botanicheskii Zhurnal*, 65(1): 95–96. (in Russian).
- Snigirevskaya, N. S. 1980b. *Takhtajanodoxa* Snig. – a new link in the Lycopod evolution. – *Sistematika i ehvoljuciya vysshikh rastenij*. Leningrad: Nauka, p. 43–53. (in Russian).
- Snigirevskaya, N. S. 1982. The shoot of *Archaeopteris archetypus* with preserved anatomical structure. – *Botanicheskii Zhurnal*, 67(9): 1237–1243. (in Russian).
- Snigirevskaya, N. S. 1984a. On the field technique of fossil woods collection in connection with the problem of the reconstruction of Archaeopterids. – *Botanicheskii Zhurnal*, 69(5): 705–710. (in Russian).
- Snigirevskaya, N. S. 1984b. A technique for palaeobotanical studies of petrified peats in the Middle Carboniferous coals from Donets Basin. – *Botanicheskii Zhurnal*, 69(12): 1691–1698. (in Russian).
- Snigirevskaya, N. S. 1984c. The root systems of archaeopterids in the Upper Devonian of Donets Basin. – *Yezhegodnik Vsesoyuznogo paleontologicheskogo obshchestva*, 27: 28–41. (in Russian).
- Snigirevskaya, N. S. 1986. The history and importance of palaeobotanical investigation of petrified peats in the coal seams of Donets Basin. – *Problemy paleobotaniki*. Leningrad: Nauka, p. 126–135. (in Russian).
- Snigirevskaya, N. S. 1987a. To the problem of the preservation of fossil plant localities. – *Botanicheskii Zhurnal*, 72(5): 694–705. (in Russian).
- Snigirevskaya, N. S. 1987b. On the so-called «*Lepidodendropsis*-flora» of the Donets Basin and its geological age. – *Botanicheskii Zhurnal*, 72(12): 1561–1571. (in Russian with English abstract).
- Snigirevskaya, N. S. 1988. Late Devonian, the time when forests appeared as a natural phenomenon. – The formation and evolution of the continental biotas. Proceedings of the XXXI session of the All-Union Palaeontological Society (Leningrad, January, 28 – February, 1). Leningrad: Nauka, p. 115–124. (in Russian).
- Snigirevskaya, N. S. 1989a. Once again about the status of the genus *Pleuromeia* Corda. – *Questiones palaeofloristicae ac stratigraphicae*. Leningrad: Nauka, p. 74–88. (in Russian).
- Snigirevskaya, N. S. 1989b. *Physostoma elegans* (Lyginopteridales) in coal balls of Donets Basin. – *Botanicheskii Zhurnal*, 74(10): 1442–1450. (in Russian).
- Snigirevskaya, N. S. 1992. The leaf dimorphism and the cotyledon nature in *Nelumbo* (Nelumbonaceae). – *Botanicheskii Zhurnal*, 77(12): 1–6. (in Russian with English abstract).
- Snigirevskaya, N. S. 1993a. Problema dostovernosti dannyh o rannej evolyucii nazemnyh rastenij i znachenie anatomicheskogo metoda dlya rekonstrukcii drevnejshih fossilij [The problem of reliability of data on the early evolution of land plants and importance of the anatomical method for the reconstruction of ancient fossils]. – *Teoreticheskie problemy paleontologii i estestvoznanie*. Abstracts of XXXIX session of Palaeont. Soc., St. Petersburg, p. 75–76. (in Russian)
- Snigirevskaya, N. S. 1993b. New data supporting the classification of *Orestovia voronejiensis* T. Ishchenko et A. Ishchenko (Middle Devonian, Voronezh anteclise) with higher plants. – *Paleontological Journal*, 4: 133–137. (in Russian with English abstract).
- Snigirevskaya, N. S. 1994. The status of the «*Lepidodendropsis*-flora» of the Donets Basin (the Ukraine) revisited. – *Abstr. IV Europ. Palaeobot. Palynol. Confer.*, September, 19–23, 1994, Heerlen, p. 39.
- Snigirevskaya, N. S. 2010. Status of Lycopods and some Devonian coal-formation problems. – *Botanicheskii Zhurnal*, 95(6): 758–776. (in Russian with English abstract).
- Snigirevskaya, N.S. 2012. The importance of the palaeobotanical analysis of detritus inside volcanic pipe craters (the Arkhangelsk Region, Russia). – *Botanicheskii Zhurnal*, 97(11): 1459–1471. (in Russian with English abstract). <https://doi.org/10.1134/S1234567812110092>
- Snigirevskaya, N.S. 2014. The volcanic origin of the Tunguska explosion and its importance for understanding the history of plant landscapes in the Middle Siberia (Russia). – *Botanicheskii Zhurnal*, 99(7): 749–755. (in Russian with English abstract). <https://doi.org/10.1134/S1234567814070027>

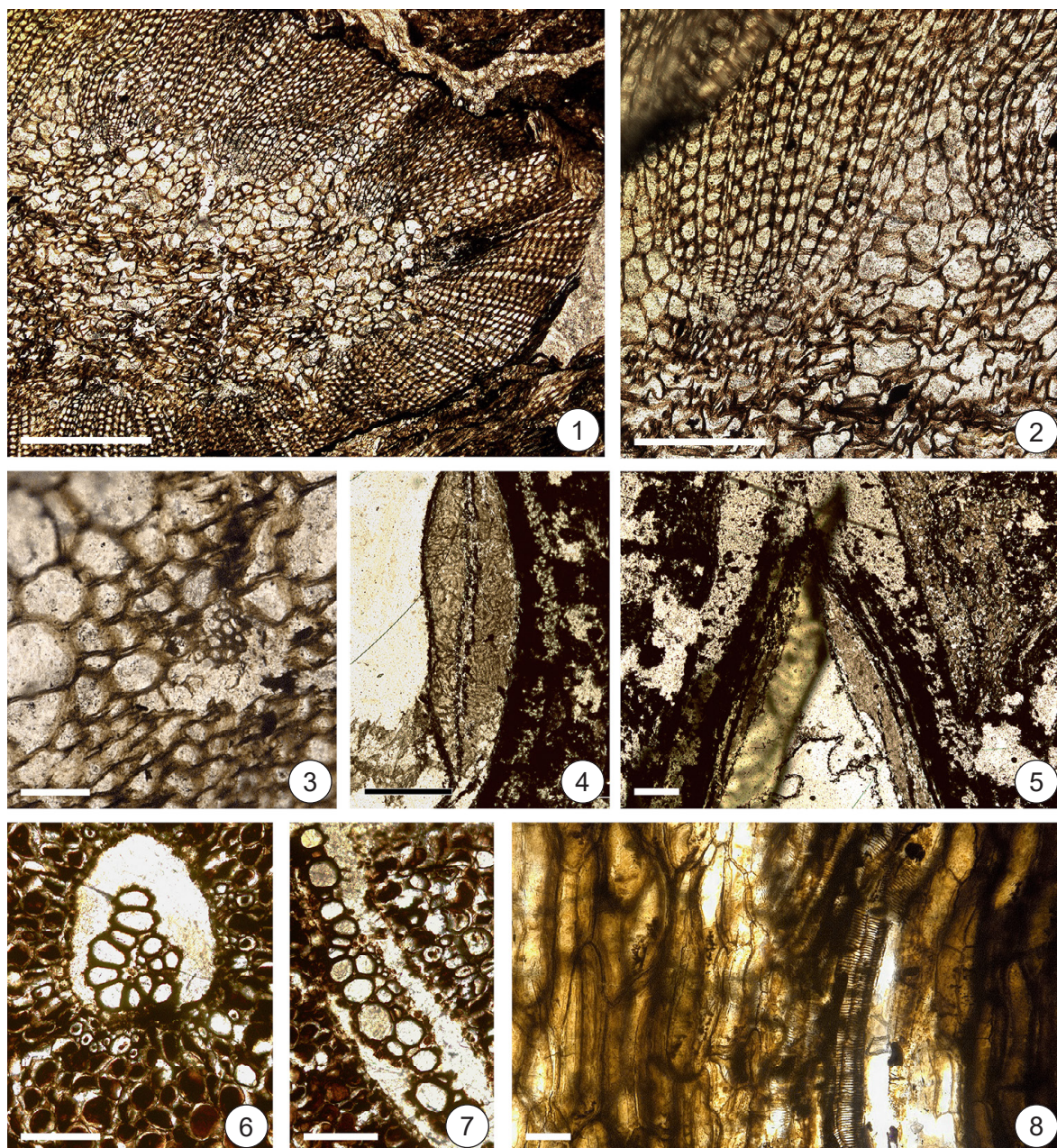
⁶ In publication – **andssome**

- Snigirevskaya, N. S., Bogdanova, L. A. 1992. Finding of stomata and xylem in plants of the genus *Barsassia* (Asteroxylaceae, Lycopodiophyta) from the Middle Devonian of the Kuznetsk Basin and some questions of the stomatographic study of ancient plants. – *Botanicheskii Zhurnal*, 77(1): 58–66. (in Russian).
- Snigirevskaya, N. S., Gromyko, D. V. 2000. Scanning electron microscopy as a key to the recognition of the cross-field types in fossil coniferous wood from the Arctic. – *Acta Palaeobot.*, 40(1): 39–42.
- Snigirevskaya, N. S., Gromyko, D. V., Mogutcheva, N. K. 1999a. Trunk remains of *Septomedullocaulon putoranicum* gen. et sp. nov. (? Podocarpaceae s.l.) from volcanogenic deposits of Tunguska Basin (the Middle Siberia, Lower Triassic). – *Botanicheskii Zhurnal*, 84(11): 125–137. (in Russian with English abstract).
- Snigirevskaya, N. S., Kuznetsova, A. A., Goganova, L. A. 1999b. Fossil tropical fern *Asterochlaenopsis kirgisica* (Stenzel) Sahni in the Lower Carboniferous of the Central Kazakhstan. – *Toporkovskie chteniya*, 4: 447–453. (in Russian with English abstract).
- Snigirevskaya, N., Lemoigne, I. 1990. Nouveau gisement dévonien à *Callixylon* dans le centre de la Sibérie. Conséquences pour la phytogéographie, la climatologie et les relations continentales au Dévonien supérieur. – *C. R. Acad. Sci. Paris, ser. II*, 311: 1557–1562.
- Snigirevskaya, N. S., Malahat'ko, V. N. 1994. Ujtag. Upper Devonian. – *Proceedings of the Komarov Botanical Institute*, 12: 63–64. (in Russian).
- Snigirevskaya, N. S., Matsenko, G. P., Shendrik, T. G. 1988. The application of scanning electron microscopy in palaeobotanical study of the Lower Carboniferous coals with special reference to the Novomoskovskoye field, the Western part of Donbass. – *Botanicheskii Zhurnal*, 73(7): 1030–1033. (in Russian).
- Snigirevskaya, N. S., Mogutcheva, N. K. 2010. Petrified fossil root *Chromorhiza* gen. n. (Pinopsida incertae sedis) in the Triassic of Plateau Putorana (Tunguska syncline) and its significance. – *News of palaeontology and stratigraphy. Suppl. to journal Geologiya i Geofizika*, 14, 51: 37–50. (in Russian with English abstract).
- Snigirevskaya, N. S., Nadler, Y. S. 1994. Habit and relationships of *Orestovia* (Middle Devonian). – *Palaeontographica B*, 233(1–6): 11–18.
- Snigirevskaya, N. S., Popov, L. E., Zdebska, D. 1992. New findings of the oldest higher plant remains in the Middle Ordovician of the South Kazakhstan. – *Botanicheskii Zhurnal*, 77(4): 1–9. (in Russian with English abstract).
- Snigirevskaya, N. S., Shilkina, I. A., Furtes, V. V. 1990. Palaeobotanical basis for the Tertiary age of the rocks dated by the Pre-Cambrian or the Late Palaeozoic (the Ukraine). – *Botanicheskii Zhurnal*, 75(7): 915–919. (in Russian with English abstract).
- Snigirevskaya, N. S., Snigirevsky, S. M. 1994a. Maf-Haya. Upper Devonian. – *Proceedings of the Komarov Botanical Institute*, 12: 61–62. (in Russian).
- Snigirevskaya, N. S., Snigirevsky, S. M. 1994b. Razdol'noye. Upper Devonian. – *Proceedings of the Komarov Botanical Institute*, 12: 62–63. (in Russian).
- Snigirevsky, S. M. 1992. New species of the genus *Cladoxylon* (Cladoxylaceae) from the Late Devonian of Donets Basin. – *Voprosy paleontologii (Mezhvuzovskij sbornik)*, 10: 173–180. (in Russian).
- Snigirevsky, S. M. 2016a. Reminiscences about the life and creative work of Natalia Sergeevna Snigirevskaya (09.08.1932–06.12.2015). – *Biosfera*, 8(1): 100–114. (in Russian with English abstract).
<https://doi.org/10.24855/biosfera.v8i1.146>
- Snigirevsky, S. M. 2016b. Creative way of Natalia Sergeevna Snigirevskaya (Son's and colleague's notes). – *Lethaea Rossica*, 12: 126–161. (in Russian).
- Snigirevsky, S. M., Snigirevskaya, N. S. 2008. Some new data on Devonian *in situ* spores and comments to the nomenclature of *spora dispersae*. – *Palynology: stratigraphy and geocology. Collection of the Scientific works of XII All-Russian Palynological confer. (29.09–4.10. 2008, St. Petersburg)*. St. Petersburg, Vol. I, p. 108–115. (in Russian with English abstract).
- Zdebska, D., Snigirevskaya, N. S. 2001. Extinct fern *Asterochlaenopsis kirgisica* (Stenzel) Sahni (class Zygoteridopsida) from the Central Kazakhstan – in *Wroclaw Geological Museum in Poland*. – *Toporkovskie chteniya*, 5: 246–249. (in Russian with English abstract).
- Zhelezkova, E. V. 1985. The structure of megaspore wall of *Pleuromeia rossica* (Lycopodiophyta) from the Lower Triassic of Yaroslavl' district. – *Botanicheskii Zhurnal*, 70(4): 472–475. (in Russian with English abstract).
- Zodrow, E., Snigirevskaya, N. S., Palmer, C. A. 2002. Palaeoenvironments and carbonate process in plant-tissue preservation of calcite coal balls: Donets Basin, Russia and the Ukraine (Middle Carboniferous). – *Canadian Society of Petroleum Geologists, Mem.*, 19: 393–411.

PLATE I

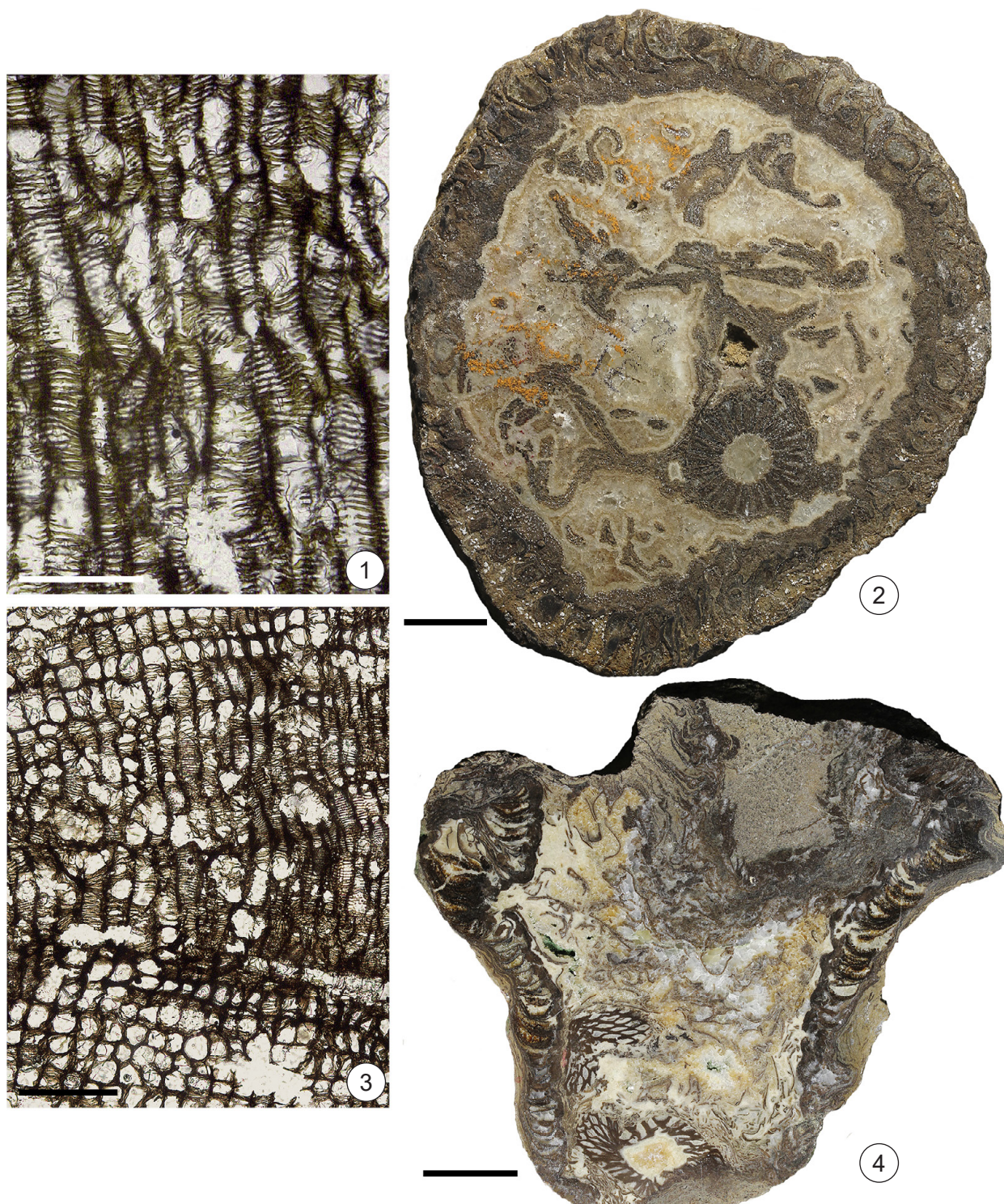
- 1, 2 – *Bowmanites jablokovii* Snigirevskaya, part of an oblique longitudinal section through the strobilus, showing the location of the sporangia, the structure of the multilayer wall and sporophores. Thin section BIN 450/16/36a. (Snigirevskaya, 1962, pl. I, fig. 5). Locality: Lugansk Region, Pervomajsk city; coal seam k₈, upper part of the C₂⁵ Formation, Moscovian, Middle Carboniferous.
- 3–7 – *Lepidostrobus takhtajanii* Snigirevskaya. Thin section BIN 450/15/8e (Snigirevskaya, 1964b, pl. VIII, figs. 1–5). Locality: Donets Basin, near of Pervomajsk city; seam k₈, the C₂⁵ Formation, Moscovian, Middle Carboniferous.
- 3 – megasporangium with four megaspores, one of which is functioning;
4 – abortive megaspores;
5 – sporophore;
6 – ray canals of the tetrad scar of a functioning megaspore;
7 – megagametophyte.
- Scale bar: 1, 3 – 500 μm; 2, 4 – 200 μm; 5–7 – 100 μm.





- 1–3 – *Arthropitys variabilis* Snigirevskaya. Thin section BIN 450/16/1a. Locality: Donets Basin, near of Pervomajsk city; coal ball from coal seam k_8 , the C_2^5 Formation, Moscovian, Middle Carboniferous.
 1, 2 – transverse section of stem and secondary xylem. (Snigirevskaya, 1967, pl. IV, figs. 3, 4);
 3 – transverse section through a group of protoxylem cells. (Snigirevskaya, 1967, pl. V, fig. 3).
- 4, 5 – *Cardiocarpus leclercqiae* Snigirevskaya, pollen chamber, longitudinal section. Thin section BIN 862/18/6a. (Snigirevskaya, 1972; pl. II, fig. 3). Locality: Donets basin; seam l_6 , the C_2^6 Formation, Middle Carboniferous.
- 6–8 – *Matoniopteris sibirica* Snigirevskaya. (Snigirevskaya, 1977, pl. I, figs. 3a, 3b, 5). Locality: Eastern Siberia, Republic of Yakutia, the Chona River, right tributary of Vilyui River, 17 km upstream of the Marhaj River; horizon of highly carbonized dark gray mudstones of marine origin, lower-middle parts of Lower Jurassic.
 6 – central meristele in transverse section. Thin section BIN 1157/M/1°;
 7 – section of endarchic xylem of the second meristela. Thin section BIN 1157/M/1°;
 8 – phloem parenchymal cells and adjacent scalariform tracheids of metaxylem. Thin section BIN 1157/M/2°.

Scale bar: 1, 4 – 500 μm ; 2, 6, 7 – 200 μm ; 3, 8 – 100 μm ; 5 – 250 μm .



1–4 – *Takhtajanodoxa mirabilis* Snigirevskaya. Locality of BIN 866/31, BIN 866/39, BIN 866/39/3a: East Siberia, Evenkia national county, Ilimpiya district, Tunguska Basin, right bank of the Nizhnyaya Tunguska River, 2 km downstream of the settlement Amo (Kislokan), coastal outcrops against the tip of a sandy island, at the mouth of a stream, 100 m upstream of the borehole of VAGT; Korvunchana Group, the Tutonchana Formation, Permo-Triassic or Early Triassic(?). Locality of BIN 1133/26/29a: Tunguska Basin, Kislokan settlement; Lower Triassic.

1 – scalariform tracheids. Thin section BIN 866/39/3a. (Snigirevskaya, 1980b, pl. II, fig. 7);

2 – transverse section of stem with eccentrically located xylem, hollow inner bark, numerous leaves cut at different levels. Specimen BIN 866/31. (Snigirevskaya, 1980a, fig. 2);

3 – transverse section of the upper part of the rhizophore xylem. Thin section BIN 1133/26/29a. (Snigirevskaya, 1980b, pl. III, fig. 3a);

4 – branching shoot. Specimen BIN 866/39. (Snigirevskaya, 1980b, pl. I, fig. 5).

Scale bar: 1 – 100 μ m; 2 – 1 cm; 3 – 200 μ m; 4 – 2 cm.

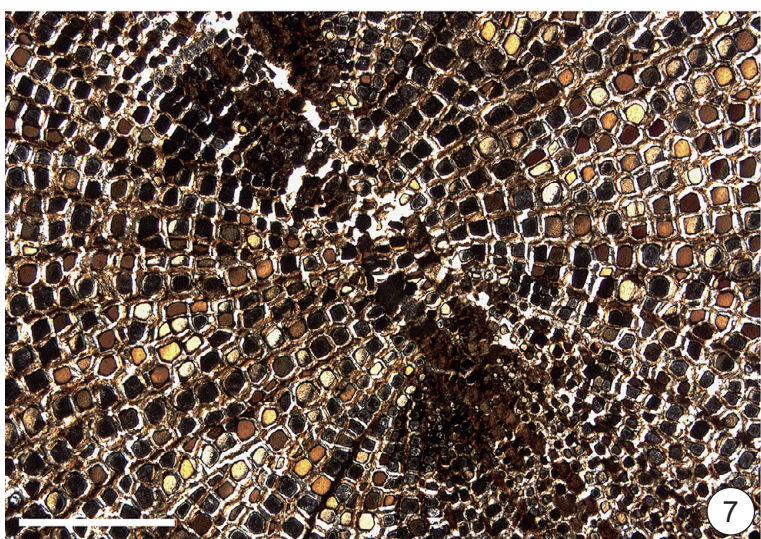
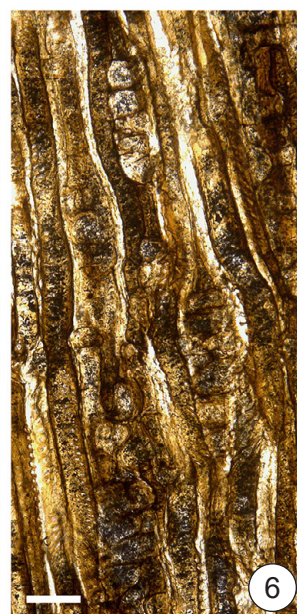
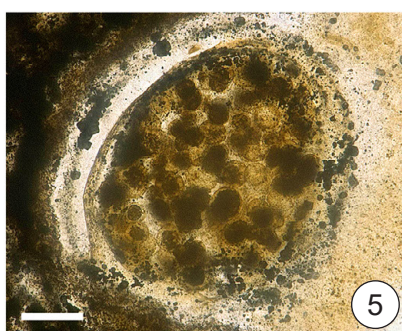
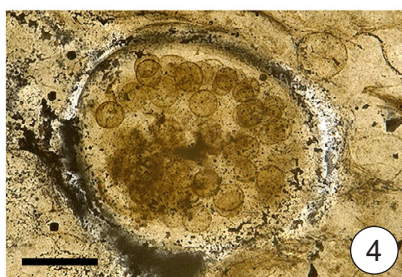
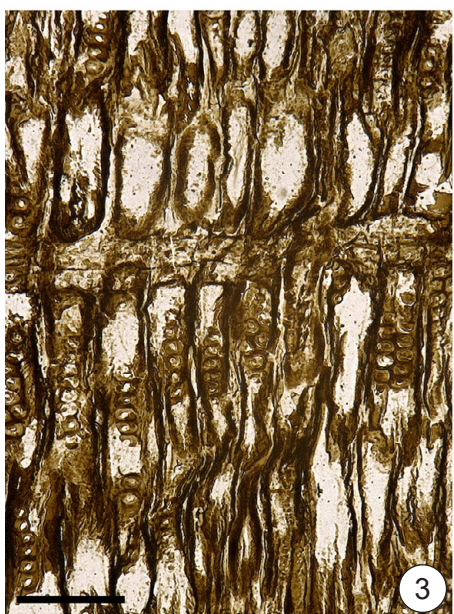
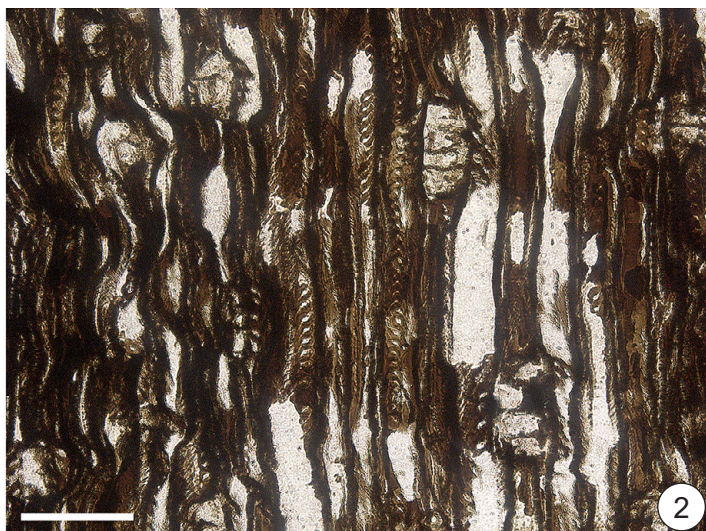
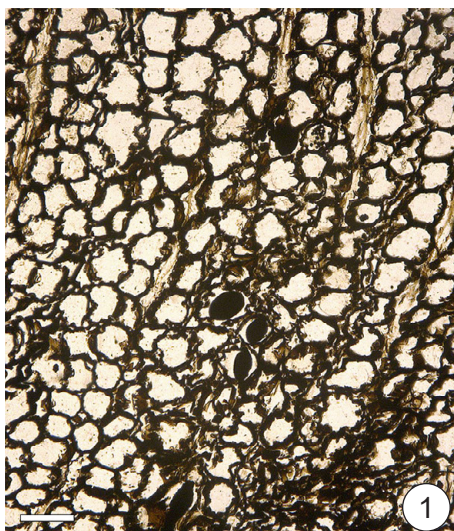
PLATE IV

- 1–5 – *Cladoxylon tanaiticum* Snigirevsky. Locality: Donets Basin, Starobeshevo area, vicinity of village Razdol'noye, near of the mine «Dal'nij», left bank of the Mokraya Volnovakha River, Zalessky-ravine; the Razdol'noye Formation, Upper Devonian.
- 1 – general view of the prepared stem. Rock is left in the area of side branches (in nodes). Specimen BIN 1178/16. (Snigirevsky, 1992, pl. I, fig. 1);
- 2 – flattened side of the stem with lenticular tubercles, with longitudinal striation. Specimen BIN 1178/16. (Snigirevsky, 1992, pl. I, fig. 2);
- 3 – three-lobed branch trace. Transverse section. Thin section BIN 1178/16. (Snigirevsky, 1992, pl. II, fig. 2);
- 4 – transverse section of the stem. Meristemes of the central and peripheral zones are visible. Thin section BIN 1178/16. (Snigirevsky, 1992, pl. I, fig. 3);
- 5 – longitudinal section of the stem. Meristemes with long tracheids and parenchymal tissue of the cortex are visible. Thin section BIN 1178/16. (Snigirevsky, 1992, pl. I, fig. 4).
- Scale bar: 1 – 2 cm; 2 – 1 cm; 3 – 500 μm ; 4, 5 – 5000 μm .



PLATE V

- 1–3 – *Septomedullocaulon putoranicum* Snigirevskaya, Gromyko et Mogutscheva. (In Snigirevskaya et al., 1999a, p. 130, pl. I, fig. 1, 1a, 1b, 2–4; pl. II, fig. 1, 1a, 2–4; pl. III, fig. 1–4). Locality: the Kurejka River, outcrop 33, 60°N, 90°E; upper member of the Dvurogij Formation, Induan – lower part of Olenekian, Lower Triassic.
- 1 – transverse section of the secondary xylem; in the late wood, individual cells with dark contents are visible, possibly being a strand parenchyma. Thin section BIN 776/1/1 (isotype);
- 2 – tangential section of the cells of the strand parenchyma in the late wood. Thin section BIN 776/1/2 (lectotype);
- 3 – radial section of secondary xylem. Thin section BIN 776/1/2 (lectotype).
- 4, 5 – *Glomites sporocarpoides* Karatygin, Snigirevskaya, K. Demchenko et Zdebska (Karatygin et al., 2006a, pl. XIX, figs. 2, 3). Locality: Scotland, near Aberdeen, village Rhynie; Lower Old Red Sandstones, Pragian (Siegenian), Lower Devonian. Sporocarps *Glomites sporocarpoides* in axes of *Aglaophyton major*. Thin section BIN 887/4/1.
- 6–8 – *Chromorhiza dobruskiniae* Snigirevskaya et Mogutscheva. (Snigirevskaya, Mogutscheva, 2010, pl. I, figs. 2, 3; pl. II, fig. 2). Locality: Tunguska syneclise, right bank of the Kiramka River, 10 km above of its inflow; the Nidym Formation, Olenekian–Anisian, Lower Triassic.
- 6 – tangential section of root wood, with single-seriate rays and single-seriate pitting on tracheid walls. Thin section BIN 776/5/4;
- 7 – transverse section of central root part, with diarch protostele. Thin section BIN 776/5/1;
- 8 – radial section of secondary xylem, with single- to double-seriate tracheid pitting in alternating or opposite position and their cross-fields with rays. Thin section BIN 776/5/4.
- Scale bar: 1–3 – 100 µm; 4, 5 – 200 µm; 6 – 100 µm; 7 – 500 µm; 8 – 200 µm.



РОД *ARCTOPTERIS* (PTERIDACEAE) В МЕЛОВЫХ ФЛОРАХ СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ

А. А. Грабовский

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия, AGrabovskiy@binran.ru

GENUS *ARCTOPTERIS* (PTERIDACEAE) IN THE CRETACEOUS FLORAS OF THE NORTHEAST OF RUSSIA

A. A. Grabovskiy

Komarov Botanical Institute RAS, St. Petersburg, Russia, AGrabovskiy@binran.ru

Резюме. В данной статье представлены результаты ревизии папоротников рода *Arctopteris* из меловых отложений Северо-Востока России: айгурской, галимовской, кривореченской, арманской, амкинской, гидринской, кананыгинской, тыльпэгыргынайской, попереченской, эмунэрэтской, барыковской и рарыткинской свит. Установлено, что в состав рода *Arctopteris* входят восемь видов: *A. lenaensis* Vassilevskaja (апт), *A. heteropinnula* Kiritchkova (нижний-средний альб), *A. kolymensis* Samylina (нижний-средний альб), *A. obtusipinnata* Samylina (нижний-средний альб), *A. rarinervis* Samylina (нижний альб-коньяк), *A. penzhinensis* E. Lebedev (турон-коньяк), *A. ilirmensis* Golovneva (турон-верхний сантон) и *A. rarytkinensis* Vassilevskaja (коньяк-даний). Виды *A. microphylla* Philippova и *A. rarinervis* объединены под названием *A. rarinervis*.

Ключевые слова: ископаемые папоротники, Pteridaceae, мел, Северо-Восток России.

Abstract. The ferns of the genus *Arctopteris* from the Cretaceous deposits of the North-East of Russia (the Aigur, Galimov, Krivorechenskaya, Arman, Amka, Gidra, Kananyga, Tylpegyrgynai, Poperechnaya, Emuneret, Barykov and Rarytkin formations) were re-examined. In the result eight species were included in this genus: *A. lenaensis* Vassilevskaja (Aptian), *A. heteropinnula* Kiritchkova (lower–middle Albian), *A. kolymensis* Samylina (lower–middle Albian), *A. obtusipinnata* Samylina (lower–middle Albian), *A. rarinervis* Samylina (lower Albian-Coniacian), *A. penzhinensis* E. Lebedev (Turonian-Coniacian), *A. ilirmensis* Golovneva (Turonian-upper Santonian) и *A. rarytkinensis* Vassilevskaja (Coniacian-Danian). Species *A. microphylla* Philippova and *A. rarinervis* are united under the name *A. rarinervis*.

Key words: fossil ferns, Pteridaceae, Cretaceous, North-East of Russia.

ВВЕДЕНИЕ

Современное семейство Pteridaceae E. D. M. Kirchner включает 53 рода и около 1200 видов (PPG I, 2016). Это семейство относится к порядку Polypodiales (Pryer et al., 2004; Smith et al., 2006) и состоит из пяти подсемейств: Cryptogrammoideae Lindsay, Pteridoideae Link, Parkerioideae Burnett, Vittarioideae Link и Cheilanthoideae Horvat (Schuettpelz et al., 2007; Christenhusz, Byng, 2016; PPG I, 2016).

У представителей папоротников семейства Pteridaceae длинное, ползучее корневище, покрытое чешуйками, реже волосками. Листья простые или перистые, с сетчатым или перистым жилкованием. Сорусы лишены индузиума и прикрыты ложным покрывальцем, образованным из завернутого края листа, споры трилетные (Tryon et al., 1990; Schuettpelz, Pryer, 2007). Представители семейства Pteridaceae – это наземные, эпифитные, ксерофитные и водные виды папоротников, которые распространены в Африке, Мадагаскаре, Азии, Южной Америке и в Арктике (Schuettpelz et al., 2007).

В ископаемом состоянии семейство Pteridaceae представлено родами *Pteris* Linnaeus, *Acrostichum* Linnaeus, *Heinrichsia* Regalado, Schmidt, Krings et Schneid, *Arctopteris* Samylina и *Kolymella* Samylina et Philippova (Krassilov, Bacchia, 2000; Bonde, Kumaran, 2002; Moreno-Domínguez et al., 2016; Regalado et al., 2019; Samylina, 1964; Samylina, Philippova, 1970). В геологической летописи остатки

семейства Pteridaceae впервые появляются в меловых отложениях аптского яруса Восточной Сибири (Vassilevskaja, 1967). Кроме этого они известны из верхнемеловых отложений Ливана (Krassilov, Bacchia, 2000) и Мьянмы (Regalado et al., 2019), а также из верхнеолигоценых отложений Пиренейского полуострова (Moreno-Domínguez et al., 2016). На территории Северо-Востока России папоротники семейства Pteridaceae отмечены в ниже- и верхнемеловых отложениях и представлены родами *Arctopteris* и *Kolymella* (Samylyna, 1964, 1976; Samylyna, Philippova, 1970).

Род *Arctopteris* с типовым видом *A. kolymensis* Samylyna, был описан В. А. Самылиной (Samylyna, 1964) из ниже-среднеальбских отложений буор-кемюсской свиты Зырянского угленосного бассейна. Из этой же свиты Самылина (Samylyna, 1964) описала второй вид *A. rarineris* Samylyna. Из ниже-среднеальбских отложений айгурской свиты Балыгычан-Сугойского прогиба Самылина (Samylyna, 1976) описала *A. obtusipinnata* Samylyna. Позднее, разными исследователями из верхнемеловых отложений Северо-Востока России, было описано еще четыре вида: *A. rarytkinensis* Vassilevskaja, *A. penzhinensis* E. Lebedev, *A. microphylla* Philippova и *A. ilirnensis* Golovneva (Vassilevskaja, 1977; Herman, Lebedev, 1991; Philippova, 2005; Golovneva, 2018), а также создана комбинация *A. ochotica* (Samylyna) Golovneva (Golovneva, 2019). Из меловых отложений Восточной Сибири (Kiritchkova, Slastenov, 1966; Vassilevskaja, 1967) было описано два вида – *A. heteropinnula* Kiritchkova (хатырыкская свита, нижний-средний альб) и *A. lenaensis* Vassilevskaja (огонер-юряхская свита, апт).

Листья разных видов рода *Arctopteris* характеризуются продолговатыми или линейными перышками, с зубчатым или цельным краем и перистым жилкованием. Спороносные листья были описаны только для видов *A. kolymensis* (Samylyna, 1964) и *A. obtusipinnata* (Samylyna, 1976). Для более точного определения диагностических признаков видов нами был переизучен типовой материал по видам *A. kolymensis*, *A. rarineris*, *A. obtusipinnata*, *A. rarytkinensis* и *A. ilirnensis*. Для этих видов даны расширенные диагнозы. Кроме этого была сделана ревизия находок рода *Arctopteris* из ниже- и верхнемеловых отложений Северо-Востока России: айгурской, галимовской, кривореченской, арманской, амкинской, гидринской, кананыгинской, тыльпэгыргынайской, попереченской, эмунэрэтской, барыковской и рарыткинской свит.

МАТЕРИАЛ

Типовой материал *Arctopteris kolymensis* и *A. rarineris* хранится в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН (БИН РАН), коллекция БИН № 508. Он происходит из ниже-среднеальбских отложений буор-кемюсской свиты бассейна р. Колыма и был собран В. А. Самылиной в 1957 году.

Типовой материал *A. obtusipinnata* происходит из ниже-среднеальбских отложений айгурской свиты Балыгычан-Сугойского прогиба (Samylyna, 1976). Образцы хранятся в коллекции БИН № 510 и были собраны С. И. Филатовым в 1962–1963 гг.

Типовые образцы *A. ilirnensis* были собраны С. В. Щепетовым в 1990 году (Shczepetov, 1991) из коньякских отложений вороньинской свиты (Golovneva, 2018) на левобережье р. Паляваам (Центральная Чукотка). Они хранятся в Северо-Восточном комплексном научно-исследовательском институте РАН в Магадане (СКВНИИ), коллекция СКВНИИ ПФЗ.

Типовой материал *A. penzhinensis* происходит из нижней (турон) и средней (коньяк) частей валижгенской свиты Северо-Западной Камчатки (Herman, Lebedev, 1991) и хранится в Геологическом институте РАН в Москве, коллекция ГИН № 843. Эти образцы изучались только на основании литературных данных.

Типовой материал *A. microphylla* происходит из коньякских отложений тыльпэгыргынайской свиты хребта Пекульней (Philippova, 2005). Он хранится в Магадане, в Геологическом музее Магаданского филиала «Территориальный фонд геологической информации по Дальневосточному федеральному округу» (коллекция ТФИ № 1017) и также изучался нами только на основании опубликованных работ Филипповой (Philippova, 2005; Philippova, 2010).

Голотип *A. rarytkinensis* хранится в Центральном научно-исследовательском геологоразведочном музее им. Ф. Н. Чернышева в Санкт-Петербурге, коллекция ЦНИГРМ № 12043. Этот образец происходит из маастрихт-датских отложений рарыткинской свиты из бассейна р. Первая Тополевая, Корякское нагорье, и был собран Г. П. Тереховой и В. И. Волобуевой в 1969 году. Нами также был изучен образец *A. rarytkinensis*, собранный Я. А. Драновским в 1962 году из отложений рарыткинской свиты в северной части хребта Рарыткин (коллекция БИН № 967В).

Кроме этого, нами был изучен материал по листьям *Arctopteris* из коньякских отложений гидринской и кананыгинской свит рр. Вилига и Туманы (коллекция БИН № 546, 812), собранный

С. В. Щепетовым в 1983–1985 гг., а также из одновозрастных отложений амкинской свиты бассейна р. Улья (коллекция БИН № 1575). Этот материал был собран Л. Б. Головневой, С. В. Щепетовым и П. И. Алексеевым в 2013 году. Дополнительно изучен материал из эмунарэтской свиты (поздний сантон) бассейна р. Эмунарэтеем (Центральная Чукотка), собранный А. А. Грабовским в 2017 году (коллекция БИН № 1593).

Нами также были просмотрены опубликованные изображения по арктоптерисам из умкувеевской (Умкувеевская впадина, альб), кривореченской (бассейн р. Анадырь, верхний альб-нижний турон), барыковской (бухта Угольная, нижний кампан) и чинганджинской (междуречье рр. Кананыги и Туманы, турон-коньяк) свит (Philippova, 1975; Shczepetov et al., 1992; Moiseeva, Sokolova, 2011; Golovneva, 2019).

Список всех коллекций, изученных в данной работе, приведен в таблице 1.

Таблица 1

Коллекции ископаемых растений из меловых отложений Северо-Востока России

Коллекция	Коллекторы и годы сборов	Стратиграфические подразделения	Возраст	Местонахождения
БИН 508	В. А. Самылина, 1957	буор-кемюсская свита	ранний-средний альб (Samylina, 1964)	бассейны рр. Сиялп и Зырянка
БИН 510	С. И. Филатов, 1962–1963	айгурская и галимовская свиты	ранний-средний альб (Golovneva et al., 2017)	Балыгычан-Сугойский прогиб
БИН 546	С. В. Щепетов, 1983–1985	гидринская свита	коньяк (Shczepetov, Golovneva, 2010)	бассейн р. Кананыга
БИН 812	С. В. Щепетов, 1983–1985	кананыгинская свита	коньяк (Shczepetov, Golovneva, 2010)	бассейн р. Вилига
БИН 967В	Я. А. Драновский, 1962	рарыткинская свита	маастрихт-даний (Golovneva, 1994)	Корякское нагорье
БИН 1575	Л. Б. Головнева, С. В. Щепетов, П. И. Алексеев, 2013	амкинская свита	коньяк (Golovneva, 2013)	бассейн р. Улья
БИН 1593	А. А. Грабовский, 2017	эмунарэтская свита	поздний сантон (Moiseeva, Sokolova, 2014)	бассейн р. Энмываам
ТФИ 1017	Г. П. Терехова, Г. Г. Филиппова, 1981	тыльпэгыргинайская и попереченская свиты	коньяк (Philippova, 2010)	хребет Пекульней
СКВНИИ ПФЗ	С. В. Щепетов, 1990	вороньинская и коэквиуньская свиты	коньяк (Golovneva, 2018)	бассейн р. Паляваам
ЦНИГРМ 12043	Г. П. Терехова, В. И. Волобуева, 1969	рарыткинская свита	маастрихт-даний (Golovneva, 1994)	Корякское нагорье

СИСТЕМАТИКА

Отдел POLYPODIOPHYTA

Класс POLYPODIOPSIDA

Порядок POLYPODIALES Link

Семейство PTERIDACEAE E.D.M. Kirchner, 1831

Род ARCTOPTERIS Samylina, 1964

Типовой вид: *Arctopteris kolymensis* Samylina

Видовой состав: *A. lenaensis* Vassilevskaja, *A. heteropinnula* Kiritchkova, *A. kolymensis* Samylina, *A. rarineris* Samylina, *A. obtusipinnata* Samylina, *A. rarytkinensis* Vassilevskaja, *A. penzhinensis* E. Lebedev, *A. ilimensis* Golovneva.

Diagnosis emended. Fronds bipinnate; ultimate sterile pinnae linear-lanceolate; pinnules alternate or subopposite, linear-lanceolate or oblong, with rounded or acute apex, entire or toothed margin, decurrent to the pinna rachis; basal pinnule from basiscopic side of pinna decurrent to the leaf rachis; there are intercalated triangular pinnules between pinnae; pinnule venation pinnate; lateral veins simple or forked 1–3 times or incomplete 2 times; fertile pinnae linear with reduced pinnules; sori marginal, elongated, 1–2 mm long, covered with folded margin of pinnule.

***Arctopteris kolymensis* Samylna**

Табл. I, фиг. 1–4, 9

Arctopteris kolymensis Samylna, 1964, с. 51, табл. III, фиг. 5–8, табл. IV, фиг. 1–2, рис. 4.

Holotype. Spec. BIN 508/99a, North-East of Russia, Zyryanka River, Hara-Uulah Creek, Vuor-Kemyus Formation, lower–middle Albian; Samylna, 1964, pl. III, fig. 7. – **Pl. I, fig. 3.**

Голотип. Колл. БИН № 508, экз. 99а, Северо-Восток России, бассейн р. Зырянка, руч. Хара-Уулах, буор-кемюсская свита, нижний-средний альб; Samylna, 1964, табл. III, фиг. 7. – **Табл. I, фиг. 3.**

Diagnosis emended. Sterile pinnules linear-lanceolate, 7–30 mm long and 3–9 mm wide, tapering apically, with entire or toothed margin and acute apex; lateral veins frequent, simple or forked 1–3 times or incomplete 2 times; fertile pinnae with reduced pinnules; sori marginal, elongated, 1–2 mm long, covered with folded margin of pinnule.

Описание. В коллекции представлены дваждыперистые фрагменты листьев, до 13 см длиной и 10 см шириной. Рахис прямой, продольно бороздчатый, до 3 мм в диаметре. Конечные стерильные перья линейно-ланцетные, постепенно сужающиеся к верхушке листа и слегка около основания, до 10 см длиной и 5 см шириной, прикрепляются к рахису под углом около 45°. В верхней части листа конечные перья попарно-сближенные, в средней – очередные. Оси конечных перьев прямые, тонкие, 1–2 мм шириной. Перья соприкасаются краями.

Перышки линейно-ланцетные, постепенно суживающиеся к острой верхушке, от 7 до 30 мм длиной и от 3 до 9 мм шириной, очередные или попарно-сближенные, с цельным или зубчатым краем, отходят от оси под углом 45–50°. Последнее перышко нижнего ряда избегает на стержень пера или отходит непосредственно от него. Между перьями на рахисе листа находятся промежуточные перышки. Они треугольные или линейно-ланцетные, до 10 мм длиной и 6 мм шириной, с заостренной верхушкой, прикрепляются на рахис листа всем основанием и отходят под углом около 40–45°, цельные.

Жилкование перышек перистое. Боковые жилки простые или дихотомируют 1–3 или неполных 2 раза. Жилки тонкие, частые, на 5 мм края перышка приходится 7–9 окончаний боковых жилок. Базальная боковая жилка нижнего ряда отходит непосредственно от стержня пера.

Фрагменты спороносных перьев до 5 см длиной и 7 мм шириной, отличаются от стерильных перьев редуцированными перышками. Перышки очередные, от 1 до 5 мм длиной и от 1 до 4 мм шириной, цельнокрайные. Сорусы продолговатые, от 1 до 2 мм длиной, краевые, прикрыты ложным покрывальцем, образованным из завернутого края перышка (табл. I, фиг. 9). Жилкование перистое. Боковые жилки простые.

Материал. Колл. БИН № 508, экз. 65, 65а, 94, 95, 99, 99а, 110, 111, 116, 117.

Распространение. Северо-Восток России, буор-кемюсская свита, нижний-средний альб.

***Arctopteris rarinervis* Samylna**

Табл. I, фиг. 6–8, табл. II, фиг. 6, 7

Arctopteris rarinervis Samylna, 1964, с. 53, табл. IV, фиг. 3–5, табл. XIII, фиг. 5.

Arctopteris lenaensis auct. non Vassilevskaia: Samylna, 1976, с. 32, табл. XIV, фиг. 6.

Arctopteris heteropinnula auct. non Kiritchkova: Samylna, 1976, с. 31, табл. X, фиг. 4а.

Arctopteris penzhinensis auct. non E. Lebedev: Shczepetov et al., 1992, табл. 10, фиг. 1–6.

Arctopteris microphylla Philippova, 2005, с. 94, табл. 1, фиг. 1, 2. – Philippova, 2010, с. 73, табл. II, фиг. 3, табл. V, фиг. 4–10, табл. VIII, фиг. 1.

Arctopteris sp., Philippova, Abramova, 1993, табл. XII, фиг. 7–10, табл. XVII, фиг. 3.

Holotype. Spec. BIN 508/71, North-East of Russia, Zyryanka River, Buor-Kemyus Formation, lower–middle Albian; Samylina, 1964, pl. IV, fig. 3. – **Pl. I, fig. 8.**

Голотип. Колл. БИН № 508, экз. 71, Северо-Восток России, бассейн р. Зырянки, руч. Буор-Кемюс, буор-кемюсская свита, нижний-средний альб; Samylina, 1964, табл. IV, фиг. 3. – **Табл. I, фиг. 8.**

Diagnosis emended. Sterile pinnules oblong or linear-lanceolate, 6–25 mm long and 2–8 mm wide, with entire or slightly serrate margin; lateral veins sparse, simple or forked 1–2 times or incomplete 2 times.

Описание. Листья дваждыперистые. Рахис прямой, продольно бороздчатый, до 2 мм в диаметре. Конечные перья линейно-ланцетные, постепенно сужающиеся к верхушке и слегка около основания, до 8 см длиной и до 3,5 см шириной, отходят от рахиса под углом около 50°. Оси конечных перьев прямые или дуговидно изогнутые, тонкие, около 1 мм шириной. Перья соприкасаются краями.

Перышки языковидные или линейно-ланцетные, со слегка суженной верхушкой, от 6 до 25 мм длиной и от 2 до 8 мм шириной, очередные, с цельным или редкопильчатым краем, отходят от рахиса пера под углом 50–60°, с нижним краем, низбегающим на рахис пера (табл. I, фиг. 8). Между перьями на стержне листа сидят дополнительные перышки.

Жилкование перышек перистое. Боковые жилки простые или дихотомируют 1–2 или неполных 2 раза, отходят от средней жилки под углом 25–30°. Базальная жилка нижнего ряда отходит непосредственно от оси пера и дихотомирует 1–2 раза, причем ее нижнее ответвление на протяжении примерно 10 мм идет параллельно краю перышка. Жилки редкие, на 5 мм края перышка приходится 4–5 окончаний жилок (табл. II, фиг. 6).

Материал. Колл. БИН № 508, экз. 69–71, 86, 96, 103, 104, 114, 115; колл. БИН № 510, экз. 86; колл. ТФИ № 1017, экз. 157–180.

Распространение. Северо-Восток России, буор-кемюсская, айгурская и галимовская свиты, нижний-средний альб; кривореченская свита, верхний альб-нижний турон; тыльпэгыргынайская и попереченская свиты, коньяк.

Arctopteris obtusipinnata Samylina

Табл. II, фиг. 1–5

Arctopteris obtusipinnatus Samylina, 1976, с. 33, табл. X, фиг. 1, 2, табл. XII, фиг. 5.

Arctopteris kolymensis auct. non Samylina, 1964: Samylina, 1976, с. 32, табл. X, фиг. 3.

Holotype. Spec. BIN 510/89, North-East of Russia, Balygychan River, Aigur Formation, lower–middle Albian; Samylina, 1976, pl. X, fig. 1. – **Pl. II, fig. 1.**

Голотип. Колл. БИН № 510, экз. 89, Северо-Восток России, бассейн р. Балыгычан, водораздел ручьев Марьяж и Флора, айгурская свита, нижний-средний альб; Samylina, 1976, табл. X, фиг. 1; – **Табл. II, фиг. 1.**

Diagnosis emended. Sterile pinnules oblong, with entire margin and rounded apex, 1–17 mm long and 2–6 mm wide; lateral veins simple or forked 2–3 times or incomplete 2 times; fertile pinnae with reduced pinnules; sori widely lanceolate, marginal, covered with folded margin of pinnule.

Описание. Листья дваждыперистые, крупные. В коллекции представлены фрагменты листьев, до 13 см длиной и до 9 см шириной. Рахис прямой, продольно бороздчатый, до 2 мм в диаметре. Конечные перья линейно-ланцетные, до 7 см длиной и 2 см шириной, отходят от рахиса под углом 30–40°. Оси конечных перьев прямые или дуговидно изогнутые, тонкие, 1 мм шириной. Перья соприкасаются краями.

Перышки от 1 до 17 мм длиной и от 2 до 6 мм шириной, очередные или попарно-сближенные, отходят от оси под углом около 45°, продолговатые или языковидные, с округлой верхушкой, лопастные в верхней части листа и цельные в средней и нижней частях. Нижний край перышек низбегающий. Базальное перышко нижнего ряда низбегающее на рахис листа. Вблизи верхушки перьев перышки сливаются друг с другом, образуя лопастное верхушечное перышко треугольной формы. Промежуточные перышки треугольные, до 10 мм длиной и 6 мм шириной, с округлой верхушкой и низбегающим нижним краем, прикрепляются на рахис листа всем основанием и отходят под углом 30–35°.

Жилкование перышек перистое. Боковые жилки дихотомируют 2–3 или неполных 2 раза. Жилки тонкие, частые, на 5 мм края перышка приходится 8–9 окончаний боковых жилок.

В коллекции имеется образец с фертильными и стерильными перьями 8 см длиной и 5,5 см шириной. Фертильные перья от 2,5 до 5 см длиной и от 0,5 до 1 см шириной, отличаются от стерильных

редуцированными перышками. Они очередные, от 3 до 8 мм длиной и от 2 до 5 мм шириной, цельнокрайные. Боковые жилки простые или дихотомируют один раз или неполных два раза. Сорусы овальные, краевые, от 1 до 2 мм в длиной, располагаются на верхушках редуцированных перышек и прикрыты ложным покрывальцем, образованным из завернутого края перышка (табл. II, фиг. 2, 3).

Материал. Колл. БИН № 510, экз. 52, 84, 85, 88–93.

Распространение. Северо-Восток России, айгурская свита, нижний-средний альб.

***Arctopteris ilirnensis* Golovneva**

Табл. I, фиг. 5, табл. III, фиг. 3–8, табл. IV, фиг. 1, 2, 4–8

Arctopteris ilirnensis Golovneva, 2018, с. 119, табл. 9, фиг. 1–7, табл. 10, фиг. 1, 2. – Grabovskiy, Golovneva, 2018, pl. II, fig. 2. – Golovneva, 2019, p. 46, pl. VIII, fig. 1–4, pl. XLVII, fig. 1, pl. XLVIII, fig. 1.

Arctopteris aff. *tschumicanensis* auct. non E. Lebedev: Shczepetov, 1991, табл. 12, фиг. 4–6, табл. 13, фиг. 1, 2, табл. 14, фиг. 1, 2, табл. 15, табл. 16.

Arctopteris aff. *rarytkinensis* auct. non Vassilevskaia: Moiseeva, Sokolova, 2014 pl. I, fig. 5, fig. 3C.

Arctopteris sp., Shczepetov, Golovneva, 2010, табл. IV, фиг. 1, табл. V, фиг. 1, табл. IX, фиг. 8. – Golovneva et al., 2011, табл. I, фиг. 6. – Golovneva, 2013, табл. I, фиг. 1. – Herman et al., 2016, p. 678, pl. V, fig. 13, 14.

Birisia sp., Shczepetov, Golovneva, 2010, табл. IX, фиг. 5, 9.

Holotype. Spec. NEISRI PF3/29, North-East of Russia, Palyavaam River Basin, Voronja Formation, the Coniacian; Golovneva, 2018, pl. 9, fig. 2. – **Pl. IV, fig. 4, 5.**

Голотип. Колл. СВКНИИ ПФЗ, экз. 29, Северо-Восток России, бассейн р. Паляваам, т. 60, вороньянская свита, коньяк; Головнева, 2018, табл. 9, фиг. 2. – **Табл. IV, фиг. 4, 5.**

Diagnosis emended. Sterile pinnules linear-lanceolate, with acute, sometimes attenuate apex and dentate margin, 2–18 mm long and 2–5 mm wide; venation pinnate, lateral veins simple or forked 1–2 times.

Описание. В коллекции представлены дваждыперистые фрагменты листьев. Рахис прямой, продольно бороздчатый, в верхней части листа 1–2 мм шириной, в средней – 3–4 мм, окрыленный низбегающими основаниями перышек. Конечные перья линейно-ланцетные, до 12 см длиной и 5 см шириной, попарно-сближенные, реже очередные, прямые или чаще дуговидно изогнутые, постепенно сужающиеся к верхушке и слегка около основания, отходят от рахиса под углом 50–60°. В верхней части листа конечные перья отходят от рахиса под углом около 35°. Оси конечных перьев прямые или дуговидно изогнутые, тонкие, 1–2 мм шириной. Перья располагаются на некотором расстоянии друг от друга, реже соприкасаются краями.

Перышки линейно-ланцетные, 2–18 мм длиной и 2–5 мм шириной, очередные или попарно-сближенные, с суженой заостренной верхушкой (табл. III, фиг. 3, 6, 7, табл. IV, фиг. 6, 7) и зубчатым краем, отходят от стержня пера под углом 40–50°. В верхней части листа, когда перышки еще сливаются друг с другом, край у них преимущественно цельный (табл. III, 5, 8). Нижний край, низбегающий на рахис пера или образующий его окаймление, часто немного поджатый, верхний край слегка поджатый или прямой. Базальное перышко нижнего ряда низбегающее на стержень листа. Вблизи верхушки перьев и на верхушке листа перышки постепенно укорачиваются и сливаются друг с другом, образуя в результате в той или иной степени лопастное верхушечное перышко (табл. III, фиг. 8, табл. IV, 7, 8). Между перьями на стержне листа сидят дополнительные перышки треугольной или линейно-ланцетной формы с широким низбегающим или слегка поджатым основанием (табл. IV, фиг. 1, 2, 4, 5).

Жилкование перышек перистое. Боковые жилки простые или дихотомируют 1–2, реже неполных два раза. Жилки редкие, на 5 мм края перышка приходится 3–5 окончаний жилок.

Материал. Колл. СВКНИИ ПФЗ, экз. 3, 8, 19а, б, 29, 34, 161, 307, 412; колл. БИН № 546, экз. 77, 136; колл. БИН № 812, экз. 21, 27, 68; колл. БИН № 1576, экз. 2, 3, 6–7, 10–12, 14–18, 22, 25, 35–37, 45; колл. БИН № 1575, экз. 56, 58, 62, 64, 65; колл. БИН № 1593, экз. 2.

Распространение. Северо-Восток России, арманская свита, турон-коньяк; чинганджинская, амкинская, гидринская, кананыгинская, вороньянская, коэквиуньская свиты, коньяк; эмунарэтская свита, верхний сантон.

Arctopteris rarytkinensis Vassilevskaja

Табл. III, фиг. 1, 2, табл. IV, фиг. 3

Arctopteris rarytkinensis Vassilevskaja, 1977, с. 126, табл. XII, фиг. 5. – Philippova, Abramova, 1993, с. 59, табл. LXVIII, фиг. 2, 4. – Golovneva, 1994, с. 64, табл. XI, фиг. 16. – Philippova, 2010, с. 72, табл. V, фиг. 1–3.

Arctopteris sp., Moiseeva, Sokolova, 2011, табл. I, фиг. 8.

Cladophlebis cf. *socialis* auct. non (Heer) Berry: Budantsev, 1983, табл. 6, фиг. 9.

Holotype. Spec. TSNIGRM 12043/3, North-East of Russia, the Koryak Upland, the Rarytkin Ridge, Pervaya Topolevaya River, middle part the Rarytkin Formation, Maastrichtian-Danian; Vassilevskaja, 1977, pl. XII, fig. 5. – **Pl. IV, fig. 3.**

Голотип. Колл. ЦНИГРМ № 12043, экз. 3, Северо-Восток России, Корякское нагорье, северная часть хребта Рарыткин, верховье р. Первой Тополевой, средняя часть рарыткинской свиты, маастрихт-даний; Василевская, 1977, табл. XII, фиг. 5. – **Табл. IV, фиг. 3.**

Diagnosis emended. Sterile pinnules 8–17 mm long and 4–7 mm wide, oblong or linear-lanceolate, with entire margin and rounded, slightly acuminate apex; lateral veins simple or forked one time or incomplete two times.

Описание. Листья дваждыперистые. Самый крупный фрагмент листа до 5,5 см длиной и 6 см шириной (табл. IV, фиг. 3). Рахис тонкий, продольно бороздчатый, окрыленный, 1 мм шириной. Конечные перья линейно-ланцетные, до 5 см длиной и 2,5 см шириной, очередные или попарно-сближенные, постепенно сужающиеся к верхушке листа, отходят от рахиса под углом 45–60°. Оси конечных перьев прямые или дуговидно изогнутые, тонкие, 1 мм шириной. Перья соприкасаются краями.

Перышки от 8 до 20 мм длиной и от 3 до 6 мм шириной, языковидные, продолговатые или линейно-ланцетные, очередные, с округлой или слегка заостренной верхушкой и низбегающим нижним краем, цельнокрайные, отходят от рахиса пера под углом 30–40°. В средней части пера нижний край перышек образует окаймление на рахисе пера шириной до 2 мм. Некоторые крупные перышки в верхней части листа рассечены на лопасти, которые в средней части листа становятся самостоятельными перышками (табл. III, фиг. 1, 2). Базальные перышки нижнего ряда значительно мельче остальных. Самые крупные перышки расположены в средней части конечных перьев. Между перьями на стержне листа сидят дополнительные перышки треугольной или языковидной формы, низбегающие на рахис листа.

Жилкование перышек перистое. Боковые жилки простые или дихотомируют один или неполных два раза. Жилки редкие, на 5 мм края перышка приходится 4–5 окончаний жилок.

Материал. Колл. ЦНИГРМ № 12043, экз. 3; колл. БИН № 967В, экз. 17а, б; колл. ТФИ № 1017, экз. 152–156.

Распространение. Нижний мел Северо-Востока России, тыльпэгыргынайская и поперечненская свиты, коньяк; барыковская свита, нижний кампан; рарыткинская свита, маастрихт-даний.

ОБСУЖДЕНИЕ

Основными диагностическими признаками рода *Arctopteris* являются линейно-ланцетные, продолговатые или языковидные перышки и наличие дополнительных перышек расположенных между перьями на стержне листа. Виды рода *Arctopteris* различаются размерами, формой верхушек и характером края перышек, а также количеством ветвлений боковых жилок внутри перышек.

Для типового вида *A. kolyomensis* характерны стерильные перышки с цельным или зубчатым краем и с острой верхушкой. Боковые жилки у этого вида простые или дихотомируют 1–3, или неполных 2 раза. У голотипа *A. kolyomensis* отсутствуют спороносные перышки. В коллекции БИН имеется образец (508/65а) со спороносными конечными перьями, который происходит из того же местонахождения, что и голотип, и был описан Самылиной (Samylina, 1964) как *A. kolyomensis* (табл. I, фиг. 9). Однако на этом образце сохранились только спороносные перья, что делает несколько условным отнесение их к *A. kolyomensis*. Фрагменты спороносных перьев отличаются от стерильных редуцированными перышками.

Кроме *A. kolyomensis* из буор-кемюсской свиты бассейна р. Зырянка (Samylina, 1964) был описан еще один вид – *A. rarinervis*. От *A. kolyomensis* вид *A. rarinervis* отличается более мелкими размерами перышек и формой их верхушек, а также меньшим количеством ветвлений боковых жилок. Перышки у *A. rarinervis* со слегка суженной верхушкой, боковые жилки простые или дихотомируют

1–2 или неполных 2 раза (табл. II, фиг. 6). Кроме этого, нижний край перышек не только низбегают на рахис пера, но и образует его окаймление (табл. I, фиг. 8). К сожалению, для листьев вида *A. rarinervis* не известны спороносные перышки.

Наиболее близким по морфологии к *A. rarinervis* является вид *A. microphylla*, описанный из коньякских отложений тыльпэгыргынайской свиты северной части хр. Пекульней (Philippova, 2005). Голотип *A. microphylla* представляет собой небольшой фрагмент верхушечной части листа (Philippova, 2005, табл. 1, фиг. 1). Перышки у этого вида языковидные, с зубчатым краем и приостренной верхушкой. Базальные жилки дихотомируют 1–2 или неполных 2 раза. Филиппова (Philippova, 2005) считала, что основными отличительными признаками для видов *A. rarinervis* и *A. microphylla* являются: размер перышек (у *A. rarinervis* от 6 до 25 мм длиной и от 2 до 8 мм шириной, а у *A. microphylla* от 5 до 8 мм длиной и до 5 мм шириной) и форма их верхушек (слегка суженая у *A. rarinervis* и приостренная у *A. microphylla*). Однако в коллекции ТФИ 1017, где хранится типовый материал вида *A. microphylla*, представлены только фрагменты верхушечных частей перьев этого вида (Philippova, 2005; табл. 1, фиг. 2; Philippova, 2010, табл. 2, фиг. 3; табл. 5, фиг. 4–10). В данном случае размер перышек не может быть отличительным признаком у этих двух видов. Кроме этого, верхушки перышек у видов *A. microphylla* и *A. rarinervis* слегка суженные. Базальные жилки у обоих видов дихотомируют 1–2 или неполных 2 раза. Поэтому мы считаем, что остатки, описанные под названием *A. microphylla* из тыльпэгыргынайской свиты, в действительности принадлежат *A. rarinervis*.

Наибольшее сходство вид *A. rarinervis* имеет с видом *A. ilirnensis*, но отличается от последнего вида более крупными перышками, характером края перышек и формой их верхушек. У *A. rarinervis* перышки крупные (6–25 мм длиной и 2–8 мм шириной), а у *A. ilirnensis* перышки более мелкие (2–18 мм длиной и 2–5 мм шириной). У *A. ilirnensis* край перышек только зубчатый (табл. I, фиг. 6, табл. IV, фиг. 5, 7), а у *A. rarinervis* – цельный или зубчатый (табл. I, фиг. 6–8). Кроме этого, эти виды отличаются формой верхушки перышек. У *A. rarinervis* перышки со слегка суженой верхушкой (табл. I, фиг. 7, табл. II, фиг. 7), а у *A. ilirnensis* перышки с суженой заостренной верхушкой (табл. III, фиг. 3, 4, 7).

Из альбских отложений умкувеевской свиты Умкувеевской впадины дваждыперистые листья с языковидными продолговатыми перышками были описаны под названием *A. aff. rarinervis* (Philippova, 1975, табл. 4, фиг. 1–3). Однако отнесение листьев из умкувеевской свиты к виду *A. rarinervis* вызывает ряд сомнений и нуждается в дальнейшем изучении материала. В данной статье, листья папоротников, описанных Филипповой как *A. aff. rarinervis*, мы рассматриваем под названием *Arctopteris* sp.

Вид *A. obtusipinnata* отличается от других видов арктоптерисов цельнокрайными перышками с округлой верхушкой. Для этого вида также известны спороносные перья, располагающиеся на одном листе вместе со стерильными. Сорусы овальные, краевые, располагаются на концах жилок и прикрыты ложным покрывальцем, образованным из завернутого края перышка (табл. II, фиг. 2, 3).

Еще один вид арктоптерисов – *A. penzhinensis* – был описан Е. Л. Лебедевым на фрагментарном материале плохой сохранности из нижней (турон) и средней (коньяк) частей валижгенской свиты Северо-Западной Камчатки (Herman, Lebedev, 1991). Перышки у этого вида продолговато-ланцетные, до 16 мм длиной и 6 мм шириной, цельнокрайные, с треугольно-приостренной или притупленной верхушкой и низбегающим нижним краем. Боковые жилки дихотомируют один раз. По мнению Лебедева (Herman, Lebedev, 1991), данный вид отличается от других видов рода *Arctopteris* размерами перышек, формой верхушек и только один раз дихотомирующими жилками. Самостоятельность данного вида вызывает некоторые сомнения. Голотип (колл. ГИН № 843, экз. 76) представлен фрагментом средней части листа не очень хорошей сохранности, край перышек и форма верхушек очень плохо различимы (Herman, Lebedev, 1991, табл. XXII, фиг. 49а). Таким образом, самостоятельность вида *A. penzhinensis* нуждается в подтверждении на более представительном материале.

По характеру края перышек и по количеству ветвления боковых жилок вид *A. penzhinensis* имеет наибольшее сходство с видом *A. rarytkinensis*. От *A. penzhinensis*, последний вид отличается округлой или слегка заостренной верхушкой перышек. Кроме этого, у *A. rarytkinensis* базальные перышки нижнего ряда значительно мельче остальных.

Л. Б. Головнева (Golovneva, 2019) перевела в род *Arctopteris* вид *Anemia ochotica* Samyulina, описанный Самылиной (Samyulina, 1984) из коньякских отложений чинганджинской свиты р. Тап. В распоряжении Самылиной для описания этого вида имелся только один образец (Samyulina, 1984, табл. II, фиг. 1; Golovneva, 2019, pl. IX, fig. 1, 4). Он представлен фрагментом верхушечной части дваждыперистого листа около 6 см длиной. Перышки кладофлебоидные, треугольные или продолговатые, с цельным, зубчатым или волнистым краем, с суженой или округлой верхушкой, низбегающим или слегка

суженным основанием перышек в базальной части конечного пера; жилкование перышек перистое; боковые жилки простые или дихотомируют один раз. В отличие от этого образца, перышки у всех видов арктоптерисов более удлиненные; край перышек бывает цельным или зубчатым, но не волнистым. Кроме этого, у *Arctopteris ochotica* (Samylyna) Golovneva отсутствуют промежуточные перышки на рахисе листа, что является диагностическим признаком рода *Arctopteris*. Поэтому в данной работе мы не рассматриваем данный вид в составе рода *Arctopteris*.

Листья *Arctopteris* очень похожи на листья рода *Birisia* Samylyna (Samylyna, 1972; Grabovskiy, Golovneva, 2018; Golovneva et al., 2020). Определение фрагментарного материала этих родов может привести к ошибкам. Основным диагностическим признаком рода *Birisia* является линейная форма перышек, но у него отсутствуют промежуточные перышки на рахисе листа. Виды этого рода различаются размерами и степенью рассеченности перышек, формой, наличием и количеством лопастей, а также количеством ветвлений боковых жилок внутри лопастей. Спороношение кониоптероидного типа. Сорусы округлые, одиночно расположены на верхушках редуцированных лопастей перышек или на верхушках перышек. Такой тип строения спороносных перышек характерен для семейства Dicksoniaceae.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ВИДОВ РОДА *ARCTOPTERIS* В МЕЛОВЫХ ОТЛОЖЕНИЯХ СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ

Остатки листьев рода *Arctopteris* в меловых отложениях Северо-Востока России представлены 6 видами: *A. kolyomensis*, *A. rarinervis*, *A. obtusipinnata*, *A. penzhinensis*, *A. ilirnensis* и *A. rarytkinensis*. Их распространение показано на рис. 1. Пространственная дифференциация позднемеловых флор Северо-Востока России в данной статье рассматривается согласно схеме, разработанной Л. Б. Головной (Golovneva, 2018).

Период существования этого рода на территории Северо-Востока России охватывает время с альба (Philippova, 1975; Samylyna, 1964) по маастрихт-даний (Vassilevskaja, 1977). Род *Arctopteris* был широко распространен в раннемеловых флорах Верхоянской провинции и в позднемеловых флорах Анадырской и Горной Охотско-Чукотской провинций. Наиболее часто, остатки листьев этого рода, приурочены к ниже-среднеальбским и коньякским отложениям Северо-Востока России.

Самые ранние находки остатков листьев арктоптерисов на территории Северо-Востока России известны из альбских отложений умкувеевской свиты Умкувеевской впадины (Philippova, 1975) и были отнесены нами к *Arctopteris* sp. Из ниже-среднеальбских отложений буор-кемюсской свиты Зырянского угленосного бассейна отмечено два вида: *A. kolyomensis* и *A. rarinervis*. Вид *A. kolyomensis* встречается только в отложениях буор-кемюсской свиты (Samylyna, 1964).

Вид *A. rarinervis* впервые появляется в буор-кемюсской свите Зырянского угленосного бассейна (Samylyna, 1964). Позднее листья этого вида из меловых отложений Северо-Востока России описывались под разными видовыми названиями. Из ниже-среднеальбских отложений айгурской и галимовской свит Балыгычан-Сугойского прогиба вид *A. rarinervis* был описан Самылиной (Samylyna, 1976) под названиями *A. heteropinnula* Kiritchkova и *A. lenaensis* Vassilevskaja. Вид *A. heteropinnula* был описан А. И. Киричковой (Kiritchkova, Slastenov, 1966) из альбских отложений хатырыкской свиты р. Леписке (бассейн р. Лена). От *A. rarinervis* этот вид отличается более мелкими линейными перышками от 4 до 14 мм длиной и от 2 до 4 мм шириной. Вид *A. lenaensis* был описан Н. Д. Василевской (Vassilevskaja, 1967) из аптских отложений огонер-юряхской свиты бассейна р. Лена (Восточная Сибирь) и отличается от *A. rarinervis* цельнокрайными или лопастными перышками.

Из верхнеальбских-нижнетуронских отложений кривореченской свиты бассейна среднего течения р. Анадырь листья *A. rarinervis* были описаны под названием *Arctopteris* sp. (Philippova, Abramova, 1993) и *A. penzhinensis* (Shczepetov et al., 1992). У вида *A. penzhinensis* перышки только цельнокрайные, боковые жилки ветвятся только один раз. Самая поздняя находка, отмеченная для вида *A. rarinervis*, происходит из коньякских отложений тыльпэгыргынайской и попереченской свит северной части хребта Пекульней (Philippova, 2010).

Вид *A. obtusipinnata* отмечен только из ниже-среднеальбских отложений айгурской свиты Балыгычан-Сугойского прогиба (Samylyna, 1976).

В поздне мелу род *Arctopteris* представлен тремя видами: *A. penzhinensis*, *A. ilirnensis* и *A. rarytkinensis*. Вид *A. penzhinensis* известен только из нижней (турон) и средней (коньяк) частей валиженской свиты Северо-Западной Камчатки (Herman, Lebedev, 1991).

Вид *A. ilirnensis* отмечен в турон-коньякских отложениях арманской свиты бассейна р. Армань (Herman et al., 2016). Остатки листьев *A. ilirnensis* характерны для коньякских отложений

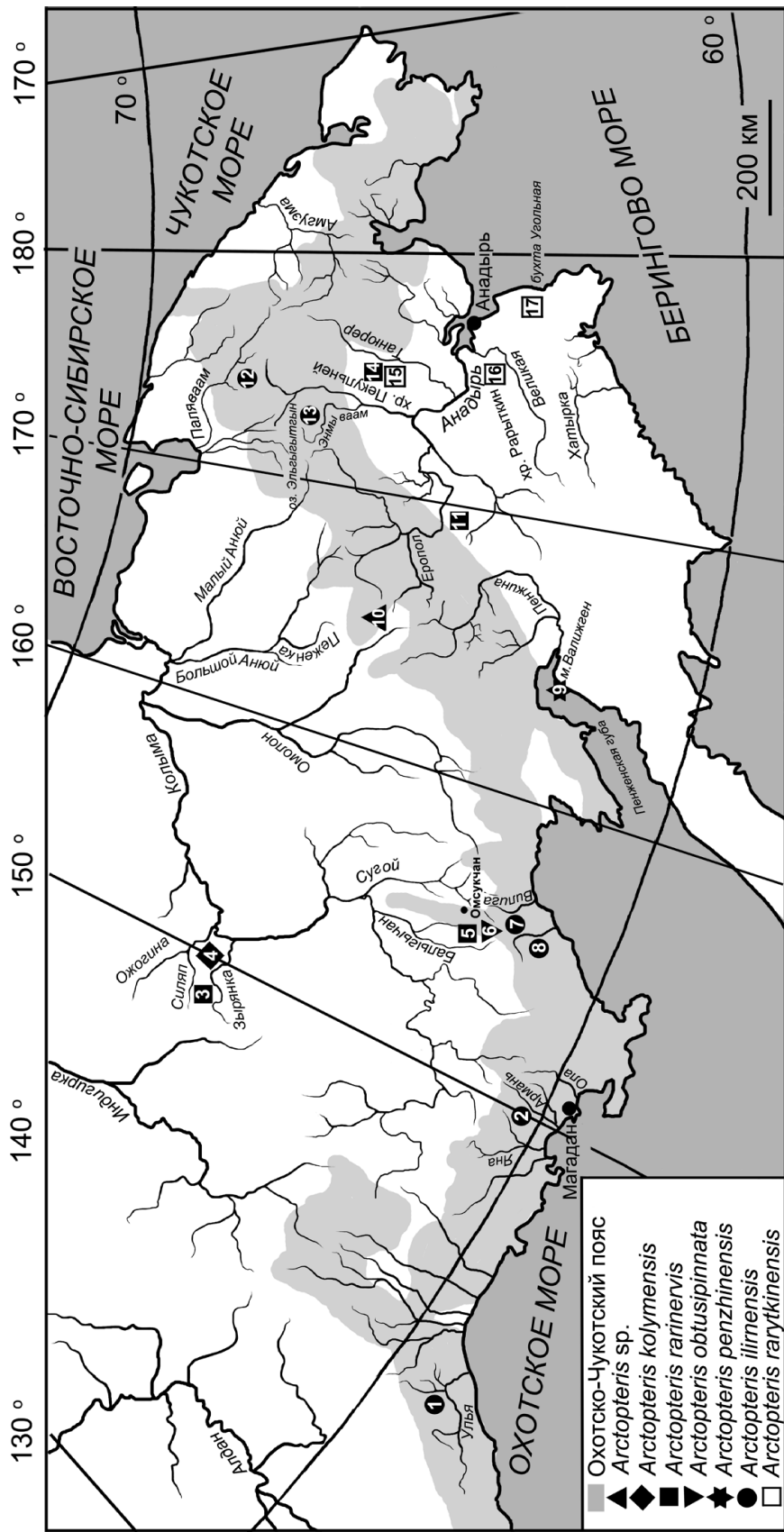


Рис. 1. Распространение видов рода *Arctopterus* в меду на территории Северо-Востока России: 1 – бассейн р. Уля, ульинская свита, коньяк; 2 – бассейн р. Армань, арманская свита, турон-коньяк; 3, 4 – Бальгыгчан-Сугойский прогиб, бассейн р. Зырянка, буор-кемысская свита, нижний-средний альб; 5, 6 – Омсукчанский угольный бассейн, р. Бальгыгчан, айгурская и галимовская свиты, нижний-средний альб; 7 – р. Вилига, гидринская и кананыгинская свиты, коньяк; 8 – между-речье рр. Кананьга и Туманы, чинганджинская, гидринская и кананыгинская свиты, коньяк; 9 – Северо-Западная Камчатка, мыс Валижтен, нижняя (турон) и средняя (коньяк) части валижтенской свиты, альб; 10 – Умкувеевская впадина, умкувеевская свита, альб; 11 – бассейн среднего течения р. Анадырь, р. Гребенка, кривореченская свита, верхний альб-нижний турон; 12 – бассейн р. Паляваам, вороньинская и козвуньская свиты, коньяк; 13 – бассейн р. Энмываам, р. Эмунэ-рэтвеем, эмунэртская свита, верхний сантон; 14, 15 – северная часть хребта Пекульней, тыльпегыргынайская и попереchnая свиты, коньяк; 16 – Корякское нагорье, хребт Рарыткин, рарыткинская свита, маастрихт-данний; 17 – Корякское нагорье, бухта Угольная, барыковская свита, нижний кампан.

Fig. 1. Distribution of the genus *Arctopterus* species in the North-East of Russia: 1 – Ulya River basin, Amka Formation, Coniacian; 2 – Arman River basin, Arman Formation, Turonian-Coniacian; 3, 4 – Balygychan-Sugoi Depression, Zyryanka River, Buor-Kemyus Formation, lower-middle Albian; 5, 6 – Omsukchan coal basin, Balygychan River, Aigur and Galimiy formations, lower-middle Albian; 7 – Viliga River, Gidra and Kananyga formations, Coniacian; 8 – Kananyga-Tumany interfluvium, Chingandzha, Gidra and Kananyga formations, Coniacian; 9 – Cape Valizhgen, upper (Turonian) and middle (Coniacian) parts of the Valizhgen Formation; 10 – Umkuveem Depression, Umkuveem Formation, Albian; 11 – Anadyr River basin, Grebenka River, Krivorechenskaya Formation, upper Albian-lower Turonian; 12 – Palyvaam River basin, Voronija and Koekvun formations, Coniacian; 13 – Enmyvaam River basin, Emuneret Formation, upper Santonian; 14, 15 – Pekulney Ridge, Tylypegyrgynai and Poperechnaya formations, Coniacian; 16 – Koryak Upland, Rarytkin Formation, Maastrichtian-Danian; 17 – Koryak Upland, Ugo'lnaya Bay, Barykov Formation, lower Campanian.

Северо-Востока России и известны из чинганджинской свиты р. Чинганджа (Golovneva, 2019), гидринской и кананыгинской свит р. Кананыга (Shczepetov, Golovneva, 2010), амкинской свиты р. Улья (Golovneva, 2013), вороньинской и коэквиуньской свит бассейна р. Паляваам (Golovneva, 2018). Самые поздние находки листьев этого вида происходят из верхнесантонских отложений эмунэрэтской свиты бассейна р. Эмунэрэтеем, изначально описанные под названием *A. aff. rarytkinensis* (Moiseeva, Sokolova, 2014).

Вид *A. rarytkinensis* известен из коньякских отложений тыльпэгыргынайской и попереченской свит северной части хребта Пекульней (Philippova, 2010) и нижекампанских отложений барыковской свиты бухты Угольной (Moiseeva, Sokolova, 2011). Самая поздняя находка, отмеченная для вида *A. rarytkinensis*, как и для рода *Arctopteris* на территории Северо-Востока России, происходит из маастрихт-датских отложений рарыткинской свиты Корякского нагорья (Vassilevskaja, 1977).

Наибольшего разнообразия род *Arctopteris* достигает в коньяке, где было отмечено четыре вида. В сантоне количество видов довольно сильно сокращается (до одного) и до маастрихта-дания остается неизменным.

В Верхоянской и Анадырской провинциях этот род был более разнообразным, чем в Горной Охотско-Чукотской провинции. В Верхоянской провинции нами было отмечено четыре вида арктоптерисов, в Анадырской – три. В Горной Охотско-Чукотской провинции род *Arctopteris* представлен только одним видом – *A. ilirnensis*, который существовал с турона по поздний сантон. Вид *A. rarineris* отмечен для территории Верхоянской и Анадырской провинций. Все остальные виды рода *Arctopteris* были распространены только в пределах одной провинции.

Наибольшее стратиграфическое распространение имеют виды *A. rarineris* (альб–коньяк), *A. rarytkinensis* (коньяк–даний) и *A. ilirnensis* (турон–поздний сантон). Эндемичными видами, распространенными в пределах только одного стратиграфического подразделения, являются *A. kolymensis* (буор-кемюсская свита, нижний-средний альб), *A. obtusipinnata* (айгурская свита, нижний-средний альб) и *A. penzhinensis* (валижгенская свита, турон-коньяк).

ВЫВОДЫ

В результате ревизии установлено, что род *Arctopteris* включает восемь видов: *A. lenaensis*, *A. heteropinnula*, *A. kolymensis*, *A. rarineris*, *A. obtusipinnata*, *A. penzhinensis*, *A. ilirnensis* и *A. rarytkinensis*. Виды *A. rarineris* и *A. microphylla* объединены под названием *A. rarineris*. Виды рода *Arctopteris* различаются формой перышек и их верхушек, а также количеством ветвлений боковых жилок внутри перышек. Установлено, что на территории Северо-Востока России этот род существовал с альба по маастрихт-даний. Наиболее часто остатки листьев этого рода, приурочены к нижне-среднеальбским и коньякским отложениям. Наибольшее стратиграфическое распространение имели виды *A. rarineris* (нижний альб–коньяк), *A. rarytkinensis* (коньяк–даний) и *A. ilirnensis* (турон–верхний сантон).

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено в рамках плановой темы Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН № АААА-А19-119030190018-1.

ЛИТЕРАТУРА

- [Budantsev] Буданцев, Л. Ю. 1983. История арктической флоры эпохи раннего кайнофита. Л.: Наука, 156 с.
- [Vassilevskaja] Василевская, Н. Д. 1967. Раннемеловые папоротники Лено-Оленекского района Ленского бассейна. – Ученые записки НИИГА. Палеонтология и стратиграфия, 17: 58–78.
- [Vassilevskaja] Василевская, Н. Д. 1977. Новые меловые папоротники Чукотки и Корякского нагорья. – Палеонтол. журнал, 2: 122–129.
- [Herman, Lebedev] Герман, А. Б., Лебедев, Е. В. 1991. Стратиграфия и флора меловых отложений северо-западной Камчатки. М.: Наука, 189 с.
- [Golovneva] Головнева, Л. Б. 1994. Маастрихт-датские флоры Корякского нагорья. – Труды Ботанического института РАН, 13: 1–147.
- [Golovneva] Головнева, Л. Б. 2013. Новые данные о поздне меловых флорах Ульинского прогиба (Западное Приохотье). – Палеоботаника, 4: 148–167. <https://doi.org/10.31111/palaeobotany/2013.4.148>
- [Golovneva] Головнева, Л. Б. 2018. Чаунская флора Охотско-Чукотского вулканогенного пояса. СПб: Марафон, 308 с.

- [Golovneva et al.] Головнева, Л. Б., Щепетов, С. В., Алексеев, П. И. 2011. Чинганджинская флора (поздний мел, Северо-Восток России): систематический состав, палеоэкологические особенности и стратиграфическое значение. – Чтения памяти А. Н. Криштофовича, 7: 37–61.
- [Grabovskiy, Golovneva] Грабовский, А. А., Головнева, Л. Б. 2018. Род *Birisia* (Dicksoniaceae) в меловых флорах Сибири и Северо-Востока России. – Палеоботаника, 9: 32–53. <https://doi.org/10.31111/palaeobotany/2018.9.32>
- [Kiritchkova, Slastenov] Киричкова, А. И., Сластеннов, Ю. Л. 1966. Стратиграфия и флора нижнемеловых отложений р. Леписке. – Труды ВНИГРИ, 249: 147–169.
- [Moiseeva, Sokolova] Моисеева, М. Г., Соколова, А. Б. 2011. Кампанская флора района бухты Угольной (Северо-Восток России): систематический состав и палеоклимат. – Чтения памяти А. Н. Криштофовича, 7: 62–87.
- [Samyulina] Самылина, В. А. 1964. Мезозойская флора левобережья р. Колымы. Часть I. Хвощевые, папоротники, цикадовые, беннетитовые. – Труды БИН АН СССР, 8(5): 40–79.
- [Samyulina] Самылина, В. А. 1972. *Birisia* – новый род меловых папоротников Сибири. – Ботан. журн., 57(1): 94–101.
- [Samyulina] Самылина, В. А. 1976. Меловая флора Омсукчана (Магаданская область). Л.: Наука, 207 с.
- [Samyulina] Самылина, В. А. 1984. Позднемеловая флора р. Тап (Северное Приохотье). – Ежегодник ВПО, 27: 236–246.
- [Samyulina, Philiprova] Самылина, В. А., Филиппова, Г. Г. 1970. Новые меловые папоротники Северо-Востока СССР. – Палеонтол. журнал, 2: 90–97.
- [Philiprova] Филиппова, Г. Г. 1975. Флора нижнемеловых отложений Умкувеевской и Айнахургенской впадин. – Материалы по геологии и полезным ископаемым Северо-Востока СССР, 22: 23–35.
- [Philiprova] Филиппова, Г. Г. 2005. Стратиграфия и флора меловых отложений северной части хребта Пекульней (Чукотка). – Стратиграфия. Геол. корреляция, 13(3): 79–99.
- [Philiprova] Филиппова, Г. Г. 2010. Стратиграфия и флора меловых отложений северной части хребта Пекульней (Чукотка). Магадан: СВКНИИ ДВО РАН, 203 с.
- [Philiprova, Abramova] Филиппова, Г. Г., Абрамова, Л. Н. 1993. Позднемеловая флора Северо-Востока России. М.: Недра, 348 с.
- [Shczepetov] Щепетов, С. В. 1991. Среднемеловая флора чаунской серии (Центральная Чукотка). Магадан: СВКНИИ ДВО РАН, 145 с.
- [Shczepetov, Golovneva] Щепетов, С. В., Головнева, Л. Б. 2010. Позднемеловая флора из вулканогенных образований Северного Приохотья (Охотско-Чукотский вулканогенный пояс). – Палеоботаника, 1: 45–95. <https://doi.org/10.31111/palaeobotany/2010.1.45>
- [Shczepetov et al.] Щепетов, С. В., Герман, А. Б., Белая, Б. В. 1992. Среднемеловая флора правобережья реки Анадырь (стратиграфическое положение, систематический состав, атлас ископаемых растений). Магадан: СВКНИИ ДВО АН СССР, 166 с.
- Bonde, S. D., Kumaran, K. P. N. 2002. The oldest macrofossil record of the mangrove fern *Acrostichum* L. from the Late Cretaceous Deccan Intertrappean beds of India. – Cretaceous Research, 23: 149–152. <https://doi.org/10.1006/cres.2001.0307>
- Christenhusz, M. J., Byng, J. W. 2016. The number of known plants species in the world and its annual increase. – Phytotaxa, 261(3): 201–217. <http://doi.org/10.11646/phytotaxa.261.3.1>
- Golovneva, L. B. 2019. The Chingandzha flora of the Okhotsk-Chukotka volcanic belt. – Palaeobotany, 10: 13–179. <https://doi.org/10.31111/palaeobotany/2019.10.13>
- Golovneva, L. B., Grabovskiy, A. A., Zolina, A. A. 2020. A new species of the genus *Birisia* (Dicksoniaceae) from the Lower-Middle Albian Primorye, Far East of Russia – Palaeobotany, 11: 74–95. <https://doi.org/10.31111/palaeobotany/2020.11.74>
- Krassilov, V., Bacchia, F. 2000. Cenomanian florule of Nammoura, Lebanon. – Cretaceous Research, 21: 785–799. <https://doi.org/10.1006/cres.2000.0229>
- Herman, A. B., Golovneva, L. B., Shczepetov, S. V., Grabovsky, A. A. 2016. The Late Cretaceous Arman flora of Magadan Oblast, Northeastern Russia. – Stratigraphy and Geological Correlation, 24(7): 1–110. <https://doi.org/10.1134/S0869593816070029>
- Moiseeva, M. G., Sokolova, A. B. 2014. New data on the composition and age of the Ust'-Emuneret flora from the Enmyvaam River basin (Central Chukotka). – Stratigraphy and Geological Correlation, 22(3): 269–286. <https://doi.org/10.1134/S0869593814030095>

- Moreno-Domínguez, R., Cascales-Miñana, B., Ferrer, J., Diez, J. B. 2016. *Acrostitium*, a pioneering fern of floodplain areas from the Late Oligocene Sariñena Formation of the Iberian Peninsula. – PLoS One, 11: 1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0162334>
- PPG I. 2016. A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. – Journal of Systematics and Evolution, 54: 563–603. <https://doi.org/10.1111/jse.12229>
- Pryer, K. M., Schuettpelz, E., Wolf, P. G., Schneider, H., Smith, A. R., Cranfill, R. 2004. Phylogeny and evolution of ferns (monilophytes) with a focus on the early leptosporangiate divergences. – American Journal of Botany, 91: 1582–1598. <https://doi.org/10.3732/ajb.91.10.1582>
- Regalado, L., Schmidt, A. R., Muller, P., Niedermeier, L., Krings, M., Schneider, H. 2019. *Heinrichsia cheilanthoides* gen. et sp. nov., a fossil fern in the family Pteridaceae (Polypodiales) from the Cretaceous amber forest of Myanmar. – Journal of Systematics and Evolution, 57: 329–338. <https://doi.org/10.1111/jse.12514>
- Schuettpelz, E., Pryer, K. M. 2007. Fern phylogeny inferred from 400 leptosporangiate species and three plastid genes. – Taxon, 56: 1037–1050. <https://doi.org/10.2307/25065903>
- Schuettpelz, E., Schneider, H., Huiet, L., Windham, M. D., Pryer, K. M. 2007. A molecular phylogeny of the fern family Pteridaceae: Assessing overall relationships and the affinities of previously unsampled genera. – Molecular Phylogenetics and Evolution, 44: 1172–1185. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.04.011>
- Smith, A. R., Pryer, K. M., Schuettpelz, E., Korall, P., Schneider, H., Wolff, P. 2006. A classification for extant ferns. – Taxon, 55(3): 705–731. <https://doi.org/10.2307/25065646>
- Tryon, R. M., Tryon, A. F., Kramer, K. U. 1990. Pteridaceae. In: The families and genera of vascular plants, 1. Berlin: Springer-Verlag, 230–256. https://doi.org/10.1007/978-3-662-02604-5_42

REFERENCES

- Bonde, S. D., Kumaran, K. P. N. 2002. The oldest macrofossil record of the mangrove fern *Acrostichum* L. from the Late Cretaceous Deccan Intertrappean beds of India. – Cretaceous Research, 23: 149–152. <https://doi.org/10.1006/cres.2001.0307>
- Budantsev, L. Y. 1983. Istoriya arkticheskoi flory epokhi rannego kainofita [Arctic flora history in the Early Cenophytic epoch]. Leningrad: Nauka, 156 p. (in Russian).
- Christenhusz, M. J., Byng, J. W. 2016. The number of known plants species in the world and its annual increase. – Phytotaxa, 261(3): 201–217. <http://doi.org/10.11646/phytotaxa.261.3.1>
- Golovneva, L. B. 1994. Maastrichtian-Danian floras of the Koryak Upland. Proc. Komarov Bot. Inst. Russ. Acad. Sci., 13, 1–146. (in Russian).
- Golovneva, L. B. 2013. New data about the Late Cretaceous floras of the Ulya depression (western coast of Sea of Okhotsk). – Palaeobotany, 4: 148–167. (in Russian). <https://doi.org/10.31111/palaeobotany/2013.4.148>
- Golovneva, L. B. 2018. The Chaun flora of the Okhotsk-Chukotka volcanogenic belt. St. Petersburg: Marafon, 308 p. (in Russian).
- Golovneva, L. B. 2019. The Chingandzha flora of the Okhotsk-Chukotka volcanic belt. – Palaeobotany, 10: 13–179. <https://doi.org/10.31111/palaeobotany/2019.10.13>
- Golovneva, L. B., Grabovskiy, A. A., Zolina, A. A. A new species of the genus *Birisia* (Dicksoniaceae) from the Lower-Middle Albian Primorye, Far East of Russia – Palaeobotany, 11: 74–95. <https://doi.org/10.31111/palaeobotany/2020.11.74>
- Golovneva, L. B., Shczepetov, S. V., Alekseev, P. I. 2011. The Chingandzha flora (the Late Cretaceous, North-East of Russia): systematic composition, palaeoecological features and stratigraphic significance. – Lectures in memory of A. N. Kryshstofovich, 7: 37–61. (in Russian).
- Grabovskiy, A. A., Golovneva, L. B. 2018. The genus *Birisia* (Dicksoniaceae) in Cretaceous flora of Siberia and North-East of Russia. – Palaeobotany, 9: 32–53. (in Russian). <https://doi.org/10.31111/palaeobotany/2018.9.32>
- Krassilov, V., Bacchia, F. 2000. Cenomanian florule of Nammoura, Lebanon. – Cretaceous Research, 21: 785–799. <https://doi.org/10.1006/cres.2000.0229>
- Herman, A. B., Golovneva, L. B., Shczepetov, S. V., Grabovsky, A. A. 2016. The Late Cretaceous Arman flora of Magadan Oblast, Northeastern Russia. – Stratigraphy and Geological Correlation, 24(7): 1–110. <https://doi.org/10.1134/S0869593816070029>

- Herman, A. B., Lebedev, E. L. 1991. Stratigraphy and flora of Cretaceous deposits of the North-West Kamchatka. Moscow: Nauka, 189 p. (in Russian).
- Kiritchkova, A. I., Slastenov, Y. A. 1966. Stratigrafiya i flora nizhnemelovykh otlozheniy r. Lepiske (Zapadnoye Priverkhoyan'ye) [Stratigraphy and flora of the Lower Cretaceous sediments of the Lepiske River (Western Verkhoyanye)]. – Geologiya i neftegazonosnost' Zapadnoy Yakutii: 118–121. (in Russian).
- Moiseeva, M. G., Sokolova, A. B. 2011. Campanian flora of the Ugol'naya Bay area (Northeastern Russia): systematic composition and palaeoclimate. – Lectures in memory of A. N. Kryshstofovich, 7: 62–87. (in Russian).
- Moiseeva, M. G., Sokolova, A. B. 2014. New data on the composition and age of the Ust'-Emuneret flora from the Enmyvaam River basin (Central Chukotka). – Stratigraphy and Geological Correlation, 22(3): 269–286. <https://doi.org/10.1134/S0869593814030095>
- Moreno-Domínguez, R., Cascales-Miñana, B., Ferrer, J., Diez, J. B. 2016. *Acrostitium*, a pioneering fern of floodplain areas from the Late Oligocene Sariñena Formation of the Iberian Peninsula. – PLoS One, 11: 1–18. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0162334>
- Philippova, G. G. 1975. Flora nizhnemelovykh otlozheniy Umkuveyemskoy i Aynakhkurgenskoy vpadin [Flora of the Lower Cretaceous deposits of the Umkuveem and Ainakhkurgens depressions]. – Materialy po geologii i poleznym iskopaemyam Severo-Vostoka SSSR, 22: 23–35. (in Russian).
- Philippova, G. G. 2005. Cretaceous stratigraphy and floral assemblages of the northern Pekulney Range (Chukotka). – Stratigraphy and Geological Correlation, 13: 79–99. (in Russian).
- Philippova, G. G. 2010. Cretaceous stratigraphy and floral assemblages of the northern Pekulney Range (Chukotka). Magadan: SVKNII, 203 p. (in Russian).
- Philippova, G. G., Abramova, L. N. 1993. Pozdnemelovaya flora Severo-Vostoka Rossii [The Late Cretaceous flora of the North-East of Russia]. Moscow: Nedra, 348 p. (in Russian).
- PPG I. 2016. A community-derived classification for extant lycophytes and ferns. – Journal of Systematics and Evolution, 54: 563–603. <https://doi.org/10.1111/jse.12229>
- Pryer, K. M., Schuettpelz, E., Wolf, P. G., Schneider, H., Smith, A. R., Cranfill, R. 2004. Phylogeny and evolution of ferns (monilophytes) with a focus on the early leptosporangiate divergences. – American Journal Botany, 91: 1582–1598. <https://doi.org/10.3732/ajb.91.10.1582>
- Regalado, L., Schmidt, A. R., Muller, P., Niedermeier, L., Krings, M., Schneider, H. 2019. *Heinrichsia cheilanthoides* gen. et sp. nov., a fossil fern in the family Pteridaceae (Polypodiales) from the Cretaceous amber forest of Myanmar. – Journal of Systematics and Evolution, 57: 329–338. <https://doi.org/10.1111/jse.12514>
- Samylina, V. A. 1964. Mesozoic flora of the left-bank area of the Kolyma River (Zyryanka coal basin). Part 1. Equisetales, Filicales, Cycadales, Bennettiales. – Acta Komarov Botan. Instit., ser. 8, 5: 39–79. (in Russian).
- Samylina, V. A. 1972. *Birisia* – noviy rod melovykh paprotnikov Sibiri [*Birisia*, a new genus of the Cretaceous ferns of Siberia]. – Botanicheskii Zhurnal, 57(1): 94–101. (in Russian).
- Samylina, V. A. 1976. Melovaya flora Omsukchana (Magadanskaya oblast') [Cretaceous flora of Omsukchan (Magadan Region)]. Leningrad: Nauka, 207 p. (in Russian).
- Samylina, V. A. 1984. Pozdnemelovaya flora r. Tap (Severnoe Priokhot'e) [The Late Cretaceous flora of the Tap River (Northern coast of the Sea of Okhotsk)]. – Ezhegodnik Vsesoyusnogo paleontologicheskogo obshchestva, 27: 236–247. (in Russian).
- Samylina, V. A., Philippova G. G. 1970. Novye melovye paprotniki Severo-Vostoka SSSR [New Cretaceous ferns of the North-East of the USSR]. – Paleontologicheskii Zhurnal, 2: 90–97. (in Russian).
- Shczepetov, S. V. 1991. Srednemelovaya flora chaunskoi serii (Tsentral'naya Chukotka): stratigraficheskoye polozhenie, sistemicheskii sostav, atlas rastenii [Mid-Cretaceous flora on the Chaun Group (Central Chukotka): stratigraphic setting, systematic composition, plants fossil Atlas]. Magadan: SVKNII DVO AN SSSR, 50 p. (in Russian).
- Shczepetov, S. V., Golovneva, L. B. 2010. The late cretaceous flora from volcanogenic deposits of northern Priokhotie (The Okhotsk-Chukotka volcanogenic belt). – Palaeobotany, 1: 45–95. (in Russian). <https://doi.org/10.31111/palaeobotany/2010.1.45>
- Shczepetov, S. V., Herman, A. B., Belaya, B. V. 1992. Srednemelovaya flora pravoberezh'ya reki Anadyr (stratigraficheskoye polozhenie, sistemicheskii sostav, atlas iskopaemykh rastenii) [Mid-Cretaceous flora on the Right Bank of the Anadyr River: stratigraphic setting, systematic composition, plants fossil Atlas]. Magadan: SVKNII DVO AN SSSR, 166 p. (in Russian).
- Schuettpelz, E., Pryer, K. M. 2007. Fern phylogeny inferred from 400 leptosporangiate species and three plastid genes. – Taxon, 56: 1037–1050. <https://doi.org/10.2307/25065903>

- Schuettpelz, E., Schneider, H., Huiet, L., Windham, M. D., Pryer, K. M. 2007. A molecular phylogeny of the fern family Pteridaceae: Assessing overall relationships and the affinities of previously unsampled genera. – *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 44: 1172–1185. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2007.04.011>
- Smith, A. R., Pryer, K. M., Schuettpelz, E., Korall, P., Schneider, H., Wolff, P. 2006. A classification for extant ferns. – *Taxon*, 55(3): 705–731. <https://doi.org/10.2307/25065646>
- Tryon, R. M., Tryon, A. F., Kramer, K. U. 1990. Pteridaceae. In: *The families and genera of vascular plants*, 1. Berlin: Springer-Verlag, 230–256. https://doi.org/10.1007/978-3-662-02604-5_42
- Vassilevskaja, N. D. 1967. Rannemelovye paporotniki Leno-Olenekskogo rayona Lenskogo basseyna [Early Cretaceous ferns of the Leno-Olenek region of the Lena basin]. – *Uchenye zapiski NIIGA*, 17: 58–78. (in Russian).
- Vassilevskaja, N. D. 1977. Novye melovye paporotniki Chukotki i Koryakskogo nagor'ya [New Cretaceous ferns of Chukotka and Koryak Highlands]. – *Paleontologicheskii Zhurnal*, 2: 122–129. (in Russian).

ТАБЛИЦА I

- 1–4, 9 – *Arctopteris kolymensis* Samyulina, р. Зырянка, руч. Хара-Уулах, буор-кемюсская свита, нижний-средний альб:
 1 – экз. БИН 508/94, ×1,5;
 2 – экз. БИН 508/99а, голотип, ×1,5;
 3 – экз. БИН 508/116, ×2;
 4 – экз. БИН 508/95, ×2;
 9 – экз. БИН 508/65а, строение спороносных перышек, ×3.
- 5 – *Arctopteris ilirnensis* Golovneva, экз. БИН 1593/2, Центральная Чукотка, р. Энмываам, эмунэрэтская свита, верхний сантон, ×1,5.
- 6–8 – *Arctopteris rarinervis* Samyulina, р. Зырянка, выше устья руч. Буор-Кемюс, буор-кемюсская свита, нижний-средний альб:
 6 – экз. БИН 508/114, ×2;
 7 – экз. БИН 508/115, ×2;
 8 – экз. БИН 508/71, голотип, ×2.

PLATE I

- 1–4, 9 – *Arctopteris kolymensis* Samyulina, Zyryanka River, Buor-Kemyus Formation, lower-middle Albian:
 1 – spec. BIN 508/94, ×1,5;
 2 – spec. BIN 508/99a, holotype, ×1,5;
 3 – spec. BIN 508/116, ×2;
 4 – spec. BIN 508/95, ×2;
 9 – spec. BIN 508/65a, fertile pinnules, ×3.
- 5 – *Arctopteris ilirnensis* Golovneva, spec. BIN 1593/2, Central Chukotka, Enmyvaam River, Emuneret Formation, upper Santonian, ×1,5.
- 6–8 – *Arctopteris rarinervis* Samyulina, Zyryanka River, Buor-Kemyus Formation, lower-middle Albian:
 6 – spec. BIN 508/114, ×2;
 7 – spec. BIN 508/115, ×2;
 8 – spec. BIN 508/71, holotype, ×2.

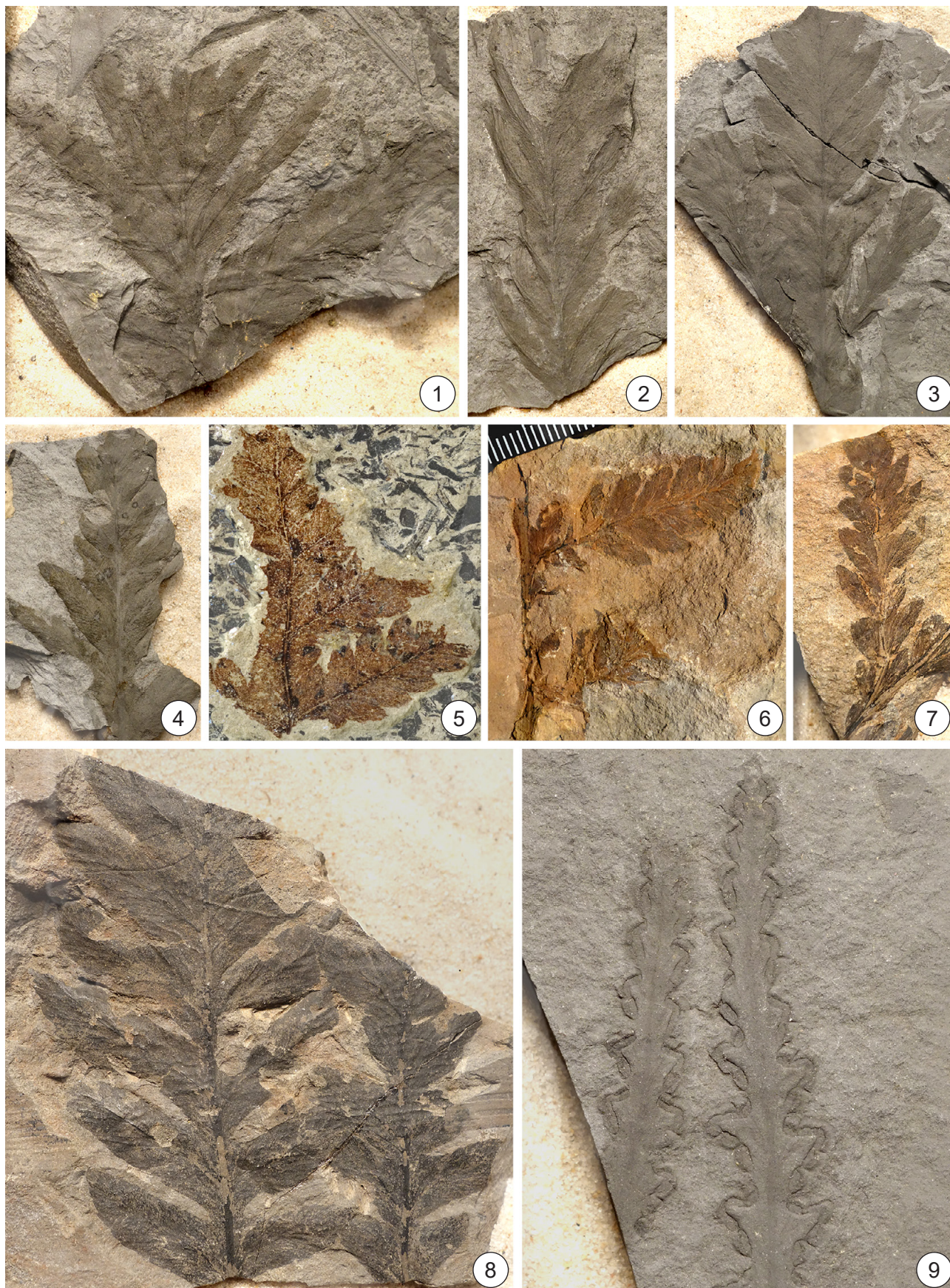


ТАБЛИЦА II

- 1–5 – *Arctopteris obtusipinnata* Samyulina, р. Балыгычан, айгурская свита, нижний-средний альб:
1 – экз. БИН 510/89, голотип, ×1;
2, 3 – экз. БИН 510/85, строение спороносных перышек: 2 – ×1, 3 – ×2;
4 – экз. БИН 510/91, ×1;
5 – экз. БИН 510/90, ×1.
- 6–7 – *Arctopteris rarinervis* Samyulina, р. Зырянка, выше устья руч. Буор-Кемюс, буор-кемюсская свита, нижний-средний альб:
6 – экз. БИН 508/103, ×2;
7 – экз. БИН 508/96, ×1,5.

PLATE II

- 1–5 – *Arctopteris obtusipinnata* Samyulina, Balygychan River, Aigur Formation, lower-middle Albian:
1 – spec. BIN 510/89, holotype, ×1;
2, 3 – spec. BIN 510/85, fertile pinnules: 2 – ×1, 3 – ×2;
4 – spec. BIN 510/91, ×1;
5 – spec. BIN 510/90, ×1.
- 6–7 – *Arctopteris rarinervis* Samyulina, Zyryanka River, Buor-Kemyus Formation, lower-middle Albian:
6 – spec. BIN 508/103, ×2;
7 – spec. BIN 508/96, ×1,5.

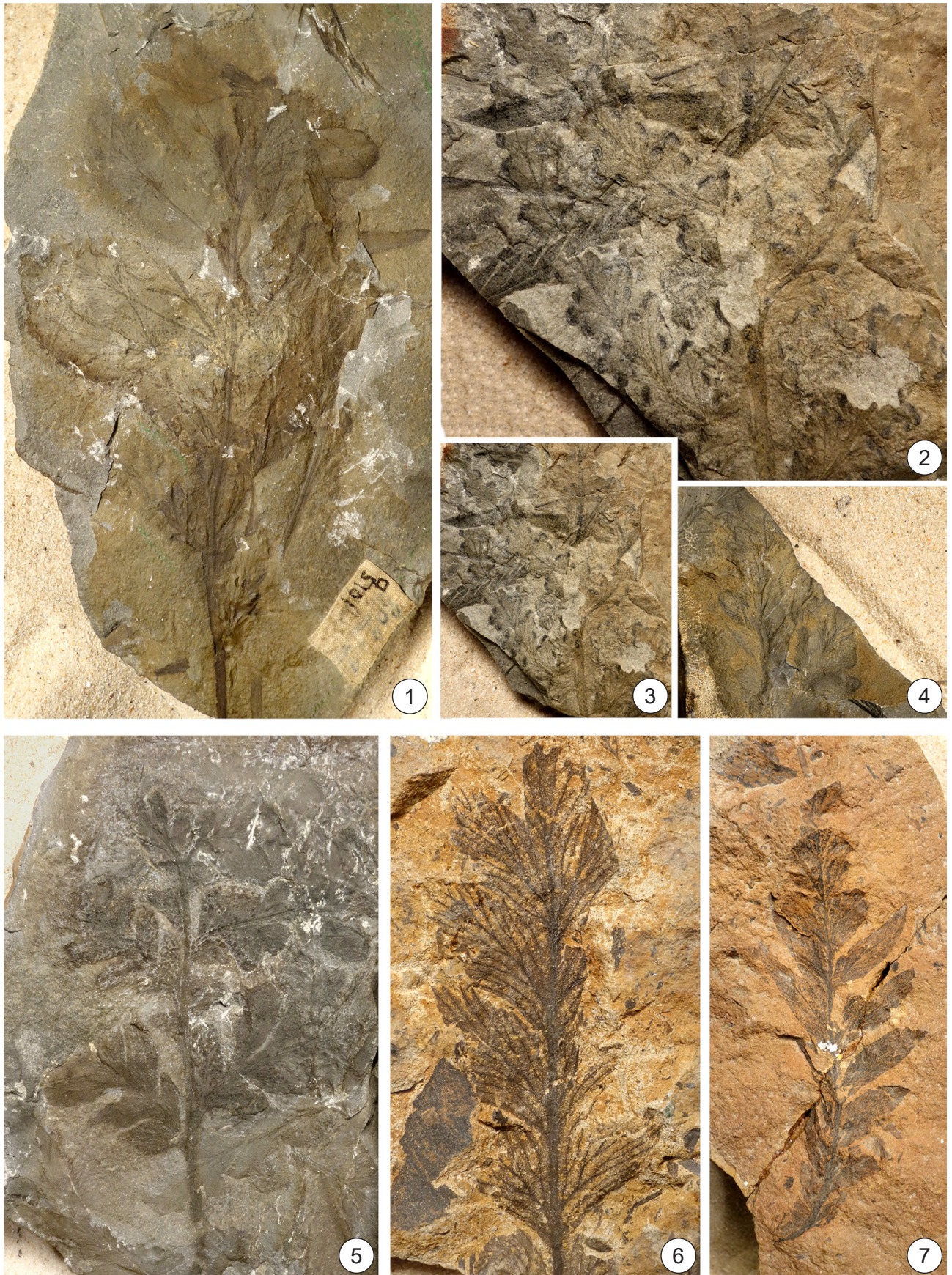


ТАБЛИЦА III

1–2 – *Arctopteris rarytkinensis* Vassilevskaja:

1 – экз. ТФИ 1017/152, хребет Пекульней, р. Малая Поперечная, поперечненская свита, коньяк, ×1,5;

2 – экз. БИН 967В/17, Корякское нагорье, р. Поперечная, рарыткинская свита, маастрихт-даний, ×2.

3–8 – *Arctopteris ilirnensis* Golovneva (3–6, 8 – бассейн р. Улья, амкинская свита, коньяк; 7 – бассейн р. Паляваам, вороньинская свита, коньяк):

3 – экз. БИН 1576/25, ×1,5;

4 – экз. БИН 1576/17, ×1;

5 – экз. БИН 1576/11, ×1;

6 – экз. БИН 1575/64, ×2;

7 – экз. СВКНИИ ПФ3/412b, ×3,5;

8 – экз. БИН 1576/18, ×1.

PLATE III

1–2 – *Arctopteris rarytkinensis* Vassilevskaja:

1 – spec. TFI 1017/152, Pekulney Ridge, Malaya Poperechnaya River, Poperechnaya Formation, Coniacian, ×1,5;

2 – spec. BIN 967В/17, Koryak Upland, Poperechnaya River, Raritkin Formation, Maastrichtian-Danian, ×2.

3–8 – *Arctopteris ilirnensis* Golovneva (3–6, 8 – Ul'ya River Basin, Amka Formation, Coniacian; 7 – Palyavaam River Basin, Voron'ya Formation, Coniacian):

3 – spec. BIN 1576/25, ×1,5;

4 – spec. BIN 1576/17, ×1;

5 – spec. BIN 1576/11, ×1;

6 – spec. BIN 1575/64, ×2;

7 – spec. NEISRI PF3/412b, ×3,5;

8 – spec. BIN 1576/18, ×1.

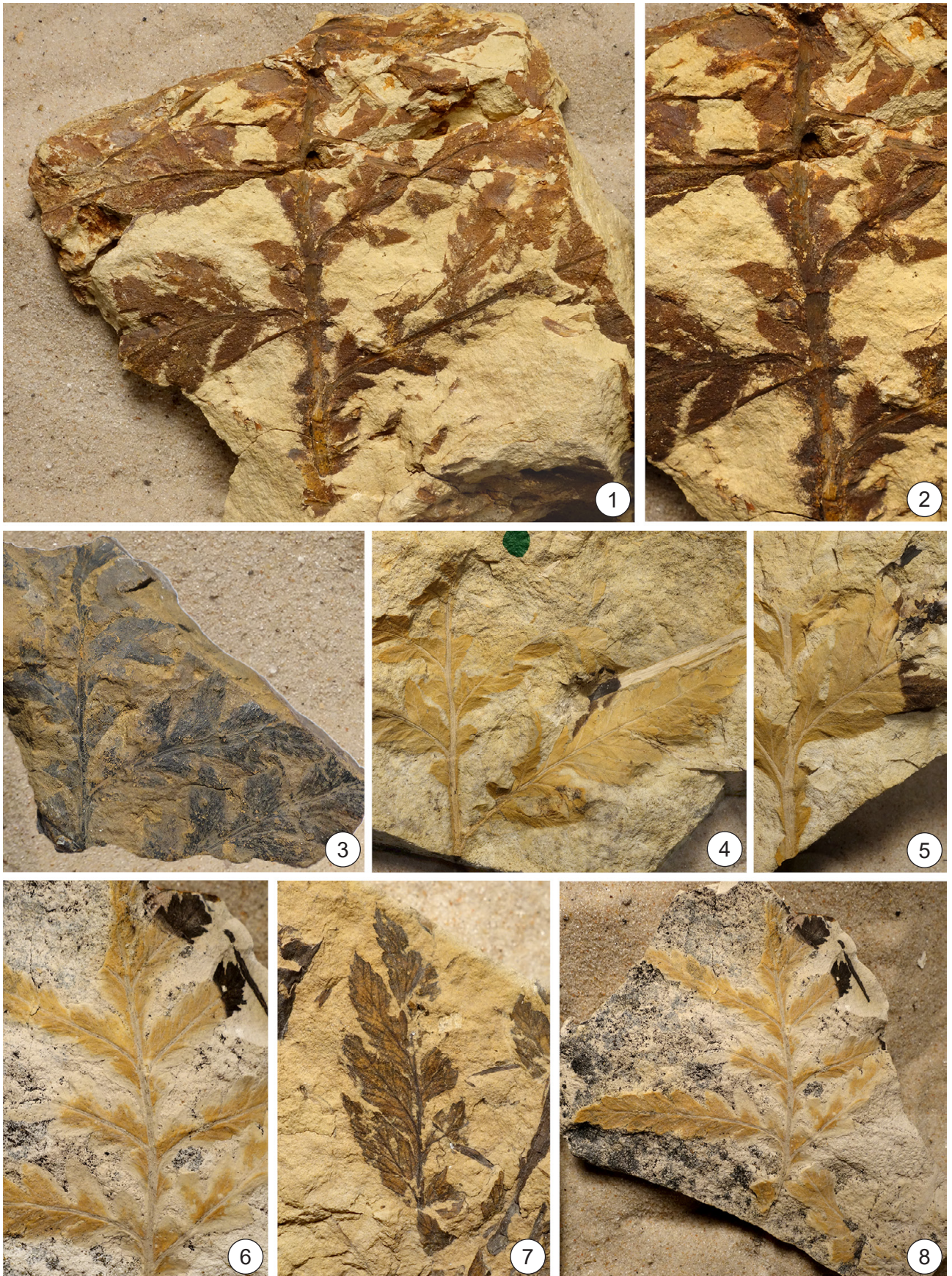


ТАБЛИЦА IV

- 1, 2, 4–8 – *Arctopteris ilirnensis* Golovneva (1, 2 – бассейн р. Улья, амкинская свита, коньяк; 4–8 – бассейн р. Паляваам, вороньинская свита, коньяк):
1, 2 – экз. БИН 1576/5: 1 – ×1, 2 – ×2;
4, 5 – экз. СВКНИИ ПФЗ/29: 4 – голотип, ×1, 5 – ×1;
6, 8 – экз. СВКНИИ ПФЗ/3: 6 – ×2, 8 – ×1;
7 – экз. СВКНИИ ПФЗ/412, ×1.
- 3 – *Arctopteris rarytkinensis* Vassilevskaja, экз. ЦНИГРМ 12043/3, голотип, Корякское нагорье, северная часть хребта Рарыткин, верховье р. Первой Тополевой, средняя часть рарыткинской свиты, маастрихт-даний, ×1.

PLATE IV

- 1, 2, 4–8 – *Arctopteris ilirnensis* Golovneva (1, 2 – Ul'ya River Basin, Amka Formation, Coniacian; 4–8 – Palyavaam River Basin, Voron'ya Formation, Coniacian):
1, 2 – spec. BIN 1576/5: 1 – ×1, 2 – ×2;
4, 5 – spec. NEISRI PF3/29: 4 – holotype, ×1, 5 – ×1;
6, 8 – spec. NEISRI PF3/3, 6 – ×2, 8 – ×1;
7 – spec. NEISRI PF3/412, ×1.
- 3 – *Arctopteris rarytkinensis* Vassilevskaja, spec. TSNIGRM 12043/3, holotype, Koryak Upland, Pervaya Topolevaya River, middle part of the Rarytkin Formation, Maastrichtian-Danian, ×1.



СТРОЕНИЕ ЭПИДЕРМЫ ЛИСТЬЕВ СОВРЕМЕННЫХ ГНЕТОВЫХ (*GNETUM* L.) И СРЕДНЕЮРСКИХ БЕННЕТТИТОВЫХ (*NILSSONIOPTERIS* NATHORST И *PTILOPHYLLUM* MORRIS)

Я. О. Богданова, Л. А. Карцева

Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Россия,
ianinapagoda@gmail.com

LEAF EPIDERMAL STRUCTURE OF EXTANT GNETALES (*GNETUM* L.) AND THE MIDDLE JURASSIC BENNETTITALES (*NILSSONIOPTERIS* NATHORST AND *PTILOPHYLLUM* MORRIS)

I. O. Bogdanova, L. A. Kartseva

Komarov Botanical Institute RAS, St. Petersburg, Russia, ianinapagoda@gmail.com

Резюме. Изучена эпидерма листьев четырех видов рода *Gnetum* L. и четырех видов юрских беннеттитовых из родов *Nilssoniopteris* Nathorst и *Ptilophyllum* Morris. Кроме описания качественных признаков с помощью статистических методов проведен анализ различных количественных признаков. Коэффициенты вариации количественных признаков строения эпидермы у гнетума колеблются от 6.4 до 24.0%, у *Ptilophyllum* от 15.7 до 63.5%, у *Nilssoniopteris* от 18.0 до 39.9%. У обеих групп растений стабильными признаками являются извилистость тангентальных стенок основных клеток в верхней и нижней эпидерме ($Cv \leq 18.0\%$). У родов *Ptilophyllum* и *Gnetum* низкий уровень изменчивости демонстрирует длина устьиц ($Cv \leq 16.8\%$). Значительный разброс значений коэффициентов вариации и у гнетума, и у изученных родов беннеттитовых характерен для числа основных клеток на 1 мм^2 верхней и нижней эпидермы ($17.5\% \leq Cv \leq 31.9\%$), площади основных клеток верхней и нижней эпидермы ($21.2\% \leq Cv \leq 63.5\%$) и числа устьиц на единицу площади эпидермы ($29.3\% \leq Cv \leq 39.9\%$). Сходство в корреляционной структуре признаков строения эпидермы проявляется в корреляции между извилистостью тангентальных клеток эпидермы, числом устьиц на единицу площади и ее мелко- и крупноклеточностью, а также между длиной устьиц и числом основных клеток эпидермы и еще между устьичным индексом и числом основных клеток эпидермы. У *Gnetum* соотношение числа дифференцированных устьиц коррелирует с числом абортированных на единицу площади эпидермы. У *N. angustifolia*

Abstract. The leaf epidermis of four species of *Gnetum* L. and four species of the Jurassic Bennettitales (*Nilssoniopteris* Nathorst and *Ptilophyllum* Morris) were studied. In addition to the description of qualitative characters, the analysis of various quantitative characters was carried out using statistical methods. Coefficients of variation for quantitative characters of the epidermal structure in *Gnetum* range from 6.4 to 24.0%, in *Ptilophyllum* from 15.7 to 63.5%, in *Nilssoniopteris* from 18.0 to 39.9%. The sinuosity of tangential cell walls of the epidermal cells in the upper and lower epidermis is the stable character in both groups of plants ($Cv \leq 18.0\%$). In *Ptilophyllum* and *Gnetum*, the length of stomata demonstrates a low level of common variability ($Cv \leq 16.8\%$). A significant range in the coefficients of variation in both *Gnetum* and the studied genera of Bennettitales is typical for the number of epidermal cells per 1 mm^2 of the upper and lower epidermis ($17.5\% \leq Cv \leq 31.9\%$), the area of the epidermal cells of the upper and lower epidermis ($21.2\% \leq Cv \leq 63.5\%$), and the number of stomata per 1 mm^2 of the epidermis ($29.3\% \leq Cv \leq 39.9\%$). The similarity in the correlation structure of epidermal characters is manifested in the correlation between sinuosity of tangential cell walls of epidermal cells, the number of stomata per 1 mm^2 of the epidermis, and size of epidermal cells, as well as between the length of the stomata and the number of epidermal cells and also between the stomatal index and the number of cells in epidermis. In *Gnetum*, the ratio of the number of differentiated stomata correlates with the number of aborted stomata per 1 mm^2

и *P. caucasicum* число устьиц коррелирует с числом папилл на единице площади.

Ключевые слова: беннеттитовые, гнетовые, лист, эпидерма.

of epidermis. In *N. angustifolia* and *P. caucasicum*, the number of stomata correlates with the number of papillae per 1 mm².

Keywords: Bennettittales, Gnetales, leaf, epidermis.

ВВЕДЕНИЕ

Гнетовые (Gnetales) и беннеттитовые (Bennettitales) – две группы голосеменных растений, эволюция которых, как показывают многие исследования, проходила параллельно (Crane, 1996; Donoghue, Doyle, 2000; Friis et al., 2007). Представители обоих таксонов появились примерно в одно и то же время, в начале мезозойской эры: гнетовые – на границе перми и триаса (Wang, 2004), беннеттитовые – начиная с позднего триаса (Krassilov, Bugdaeva, 1988); и развивались в сходных экологических условиях (Crane, 1996).

У обоих таксонов выявлены некоторые общие черты строения, по которым в различных классификациях их часто сближают (Crane, 1996; Donoghue, Doyle, 2000; Friis et al., 2007). Во-первых, это наличие обоеполюх стробилов (Carmichael, Friedman, 1996; Friedman, 1998; Kiritchkova, Nosova, 2012). Мужские стробилы современных гнетовых несут нефункциональные семязачатки, которые рассматриваются некоторыми авторами как следы прошлой обоеполюсти у предковых растений (Haucraft, Carmichael, 2001). Во-вторых, сходство в строении эпидермы, в частности, устьиц. Эпидерма беннеттитовых впервые была описана Х. Х. Томасом и Н. Банкрофтом (Thomas, Bancroft, 1913), которые определили, что устьичные аппараты исследованных ископаемых растений относятся к паразитному типу. Этот тип не встречается у цикадовых, к которым изначально отнесли беннеттитовые, а среди других голосеменных известен только у гнетовых (Nautiyal et al., 1976) и недавно описан у *Podozamites* Braun (Shi et al., 2017; Nosova et al., 2017). Кроме того, паразитные устьица часто встречаются у цветковых растений (Donoghue, Doyle, 2000).

Несмотря на внешнее сходство устьичных аппаратов, их развитие у гнетовых и беннеттитовых происходит по-разному. Р. Флорин (Florin, 1931, 1933) описал способ развития устьиц беннеттитовых как синдетохейльный. При этом материнская клетка устьица в протодерме два раза делится неравномерно, приводя к образованию побочных клеток, а в результате финального равномерного деления образуются замыкающие клетки. Таким образом, происхождение побочных и замыкающих клеток единое, из одного меристемоида. К этому же типу развития Флорин отнес и устьичные аппараты двух родов гнетовых (*Gnetum* L. и *Welwitschia* Hook. f.).

Однако индийские исследователи (Nautiyal et al., 1976), детально изучившие гистогенез эпидермы гнетума, выяснили, что паразитные устьичные аппараты этого рода имеют двойственное происхождение: замыкающие клетки и латеральные побочные клетки образуются из одного материнского меристемоида, а соседние клетки на полюсах возникают из других клеток протодермы (Pant, 1965).

У цветковых же присутствует весь спектр способов развития паразитных устьиц в зависимости от того, происходят ли клетки, окружающие устьице, из той же самой материнской клетки, что и замыкающие, или из других клеток протодермы, или также имеют двойственное происхождение (Pant, 1965).

Целью данного исследования является оценка общей изменчивости и корреляций между признаками строения эпидермы представителей вымерших беннеттитовых (*Nilssoniopteris* Nathorst и *Ptilophyllum* Morris) и современных видов рода *Gnetum*, а также выявление общих черт и различий в корреляционной структуре признаков у этих групп.

Эпидерма листьев беннеттитовых хорошо изучена (Florin, 1931, 1933; Doludenko, Svanidze, 1969; Kiritchkova, Nosova, 2012), однако попыток оценить корреляционные связи между признаками строения листа, в частности, эпидермы, с применением методов многомерной статистики, до настоящего времени не проводилось. Нами сделала попытка адаптировать этот метод для листьев ископаемых растений, что могло бы пригодиться в классических исследованиях по систематике и филогении и стать альтернативой молекулярной систематике. Метод главных компонент делает возможным сравнение большого объема данных по количественным признакам как для вымерших, так и для ныне живущих растений.

Листья беннеттитовых характеризуются значительным разнообразием. Их длина варьирует от нескольких сантиметров до метра и более. Листья преимущественно перистые, но иногда встречаются цельные. Эпидермальные признаки, наряду с морфологическими, имеют большое значение

для различения видов (Taylor et al., 2009). В качестве объектов исследования выбраны два рода юрских беннеттитовых: *Nilssoniopteris* с цельной листовой пластинкой и *Ptilophyllum* с листовой пластинкой, рассеченной на сегменты.

Ископаемые остатки гнетовых встречаются не редко (Krassilov, Bugdaeva, 1988; Rydin, Friis, 2010; Friis et al., 2019), однако видов, описанных по эпидерме листьев, пока что нет (Crane, 1996). Описана только эпидерма некоторых репродуктивных структур и побегов (Rydin, Friis, 2010). По данным молекулярного анализа род *Gnetum* возник примерно в эоцене-середине миоцена. Из всех ныне живущих гнетовых лишь этот род не представлен в палеонтологической летописи (Won, Renner, 2006), возможно, из-за того, что листья гнетумов сходны с листьями цветковых растений, и в ископаемом состоянии их сложно отличить (Crane, 1996). Известен лишь среднеюрский род *Protognetum*, комбинирующий вегетативные черты строения эфедры с репродуктивными чертами гнетума (Yang et al., 2017). П. П. Гамбарян и А. Н. Кузнецов (2021), строя модель гипотетического предка цветковых растений, предполагают, что гипотетическое гнетовое юрского периода могло напоминать по своему габитусу современный вид *Gnetum gnemon* L.

В отличие от других гнетовых, представители рода *Gnetum* имеют простые, цельные листья, которые являются удобными модельными объектами. У рода *Ephedra* L. листья редуцированы, а у *Welwitschia* всего два листа, и они растут постоянно за счет интеркалярной меристемы.

При внешнем разнообразии размеров листьев в пределах одного вида, корреляционная структура, то есть связи между отдельными признаками, остается жесткой (Паутов, 2009; Arbicheva et al., 2021), что дает возможность сравнивать именно эти связи у листьев разных таксонов семенных растений, несмотря на существенные различия в строении эпидермы, и обнаруживать в системе этих связей направления эволюции листьев (Паутов, 2009; Arbicheva et al., 2021).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Листья беннеттитовых, изученные в настоящей работе, были собраны Г. В. Делле из средней юры (келловей) Грузии, на р. Барула, в окрестностях села Цеси в 1980 г. Они хранятся в лаборатории палеоботаники Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (БИН РАН), коллекция БИН 1073. Наиболее подробное описание флоры с р. Барула в целом, и изученных видов в частности, приведено в работе М. П. Долуденко и Ц. И. Сванидзе (Doludenko, Svanidze, 1969).

Фрагменты эпидермы отобраны с 73 листьев. Их распределение по родам и видам показано ниже.

Nilssoniopteris angustifolia Doludenko – 9 экземпляров под номерами 1497, 1498, 1521, 1536, 1538, 1540, 1541, 1560, 1564.

N. longifolia Doludenko – 16 экземпляров под номерами 1509, 1510, 1519, 1520, 1525, 1526, 1527, 1528, 1530, 1532, 1537, 1550, 1556, 1557, 1562, 1563.

Ptilophyllum caucasicum Doludenko et Svanidze – 20 экземпляров под номерами 1573, 1586, 1593, 1595, 1597, 1598, 1599, 1608, 1613, 1619, 1620, 1621, 1623, 1639, 1642, 1649, 1650, 1651, 1656, 1683;

Ptilophyllum sp. – 28 экземпляров под номерами 1568, 1572, 1581, 1584, 1589, 1592, 1600, 1601, 1602, 1604, 1606, 1607, 1615, 1617, 1622, 1631, 1632, 1635, 1637, 1638, 1646, 1647, 1648, 1657, 1658, 1672, 1679, 1680.

Для рода *Gnetum* эпидерма была изучена у 76 сформированных листьев, принадлежащих к 4 видам.

Для вида *G. gnemon* L. 21 лист был собран в оранжереях Ботанического сада БИН РАН в 2017 г., а 3 листа взяты из гербария БИН РАН (LE). Последние были собраны из естественных условий произрастания на о. Цейлон и о. Новая Гвинея;

У *G. gracilipes* C. Y. Cheng было изучено 16 листьев с экземпляров, произрастающих в естественных условиях в провинции Юннань, Китай (21°37'48.0»N 101°26'24.0»E). Материал был собран С. С. Поповой в 2018 г.

Для вида *G. latifolium* Blume изучено 11 листьев. Материал происходит из гербария БИН РАН и был собран в естественных условиях произрастания (провинция Юннань, о. Хайнань, Китай; Гонконг; Вьетнам; о. Суматра, Индонезия; о. Лантао, Филиппины);

Для вида *G. montanum* Markgr. 21 лист собран в оранжереях Ботанического сада БИН РАН в 2017 г. и четыре листа происходят из гербария БИН РАН, собранных из естественных условий произрастания (провинция Юннань, Китай; Вьетнам).

Для изучения эпидермы гнетума использовались фрагменты из средней части листовой пластинки, расположенные между главной жилкой и краем. Живой и гербарный материал фиксировали

в 70° спирте. Далее гербарный материал помещался в смесь глицерина, дистиллированной воды и спирта (70°) в соотношении 1:1:1 в термостат на 50° на сутки (Barykina et al., 2000), а после отмылся в дистиллированной воде и использовался для дальнейших исследований.

У ископаемых беннеттитовых фрагменты фитолейм по возможности брались из средней части цельной листовой пластинки (*Nilssoniopteris*), либо из средней части листового сегмента или целый сегмент (*Ptilophyllum*). Отобранные фрагменты выдерживались в плавиковой кислоте.

Для мацерации фрагменты листьев гнетумов и листьев беннеттитовых помещались в смесь Шульца (Nautiyal et al., 1976), затем промывались дистиллированной водой и помещались в водный раствор гидроксида калия (КОН). После этого фрагменты вновь промывались дистиллированной водой.

Для изучения на световом микроскопе фрагменты эпидермы заливались глицерин-желатиновой смесью. Эпидерма гнетума окрашивались сафранином (Barykina et al., 2000). Изучение и фотографирование препаратов было проведено с помощью бинокюляра Leica EZ4, микроскопов Leica DM500, Leica DM1000 и цифровой фотокамеры Leica EC3. Фотографирование листьев беннеттитовых проводилось с помощью фотоаппарата Canon EOS 770.

Для изучения на сканирующем электронном микроскопе фрагменты листьев гнетума обезвоживали в серии спиртов возрастающих концентраций: 20°, 50°, 70°, 80°, 90°, 96°, 100°. Затем они проводились через смесь ацетона со спиртом, ацетона с изоамилацетатом и чистый изоамилацетат. Обезвоженные образцы листьев гнетума, а также мацерированные фрагменты кутикул листьев беннеттитовых высушивались при критической точке жидкой углекислоты. Сухие объекты наклеивались на столики и напылялись ионами золота. Далее объекты изучались на сканирующем электронном микроскопе JSM-6390LA (Япония) в Ботаническом институте РАН.

Форма, очертания и проекции основных клеток описывались по классификации С. Ф. Захаревича (Zakharevich, 1954), типы устьиц – по классификации М. А. Барановой (Baranova, 1992). Для качественной оценки количественных признаков использовалась классификация, приведенная в работах Б. Р. Васильева (Vasiliev, 1988) и А. А. Паутова (Pautov, 2009). Измерение и подсчет количественных признаков были проведены по микрофотографиям в пакете программ ImageJ.

Извилистость тангентальных стенок основных клеток верхней эпидермы рассчитывалась по формуле Б. Р. Васильева (Vasiliev, 1988):

$$\text{ивэ} = \frac{\text{пвэ}}{\text{покв}}$$

где **ивэ** – извилистость основных клеток верхней эпидермы; **пвэ** – периметр основных клеток верхней эпидермы, мкм; **покв** – средняя площадь основных клеток верхней эпидермы, мкм². Извилистость клеток нижней эпидермы рассчитывается аналогично.

Устьичный индекс рассчитывался по следующей формуле (Vasiliev, 1988):

$$\text{уин} = \frac{\text{чду}}{2 \times \text{чду} + \text{кнэ}} \times 100\%$$

где **уин** – устьичный индекс, %; **чду** – число дифференцированных устьиц на 1 мм² эпидермы; **кнэ** – число основных клеток на 1 мм² нижней эпидермы.

Для дополнительной характеристики видов было отобрано 13 количественных признаков, описывающих строение эпидермы (табл. 1, 2). Для определения общей изменчивости рассчитан коэффициент вариации (Cv). Оценка уровня общей изменчивости признаков проводилась в соответствии с классификацией С. А. Мамаева (Мамаев, 1972).

Определение связей между признаками проводилось с использованием компонентного анализа (Kendall, Stewart, 1976) в пакете программ STATISTICA 8.0. Данный математический метод широко применяется для работы с большими объемами исходных данных, поскольку в таком случае корреляционные связи между признаками неочевидны. В его основе лежит предположение, что если изменчивость группы признаков согласована, то это определяется их общей зависимостью от какого-то одного для всей группы фактора, а сами признаки, входящие в фактор, объединятся в плеяду. Таким фактором может быть один из изучаемых признаков или показатель, не включенный в анализ (иногда и не поддающийся непосредственному измерению), то есть, некоторая скрытая переменная,

природа которой может быть выявлена в дальнейшем. Анализ позволяет разделить всю систему корреляций на фрагменты, соответствующие влиянию отдельных, независимых друг от друга факторов (Vasiliev, 1988; Pautov, 2009). Для интерпретации выделенных факторов используются как формальные приемы (выделение признаков с наибольшим вкладом в фактор), так и представления исследователя об особенностях согласованной изменчивости изучаемых признаков. При интерпретации и описании плеяд в первую очередь обращают внимание на признаки с максимальными дисперсиями ($|r| \geq 0.5$), затем – на более близкие к ним (Kendall, Stewart, 1976).

ЭПИДЕРМА ГНЕТОВЫХ

Род GNETUM L., 1767

Gnetum gnemon L.

Табл. I, фиг. 1–4

Верхняя эпидерма (табл. I, фиг. 2) очень мелкоклеточная (2100–2500 клеток на 1 мм²) или мелкоклеточная (2500–3400 клеток на 1 мм²). Средняя площадь основных клеток 250–410 мкм², их периметр 80–125 мкм. Очертания клеток извилистые, волнистые или крупно-волнистые. Проекция вытянутая, распластанная. Коэффициент извилистости очертаний наружных тангентальных стенок составляет от 1.1 до 1.7.

Нижняя эпидерма (табл. I, фиг. 3, 4) сложена клетками средних размеров (1600–2400 клеток на 1 мм²), либо мелкоклеточная (2400–3000 клеток на 1 мм²). Средняя площадь основных клеток 370–810 мкм², их периметр 90–153 мкм. Очертания клеток извилистые или крупно-волнистые. Проекция вытянутая или распластанная. Коэффициент извилистости очертаний наружных тангентальных стенок колеблется от 1.1 до 1.6.

Устьиц на единицу площади мало (120–160 на 1 мм²), среднее число (160–250 на 1 мм²) или много (250–290 на 1 мм²). Листья гипостоматные. Устьица расположены между жилками без видимого порядка (табл. I, фиг. 4). Над крупными жилками также встречаются единичные устьица. Длина устьиц 23–30 мкм. Устьичный индекс малый (4.9–6%) или очень малый (6–11.8%). Типы устьиц: парацитный, латероцитный, аномоцитный, переходный к энциклоцитному. Преобладает парацитный тип (табл. I, фиг. 3). Присутствуют abortированные и парные устьица (табл. I, фиг. 3). На наружной поверхности эпидермы обнаружены коровые бородавки (Pagoda et al., 2015).

Статистические характеристики признаков строения эпидермы *G. gnemon* приведены в таблице 1.

Таблица 1

Статистические характеристики признаков строения эпидермы рода *Gnetum*

Table 1

Statistical values of the epidermis characters for the genus *Gnetum*

Признаки	<i>G. gnemon</i>					<i>G. gracilipes</i>				
	M	σ	m_x	X_{min}	X_{max}	M	σ	m_x	X_{min}	X_{max}
число основных клеток на 1 мм ² верхней эпидермы (number of epidermal cells per 1 mm ² of upper epidermis)	2875	361	587	2166	3425	1537	375	384	1120	2567
средняя площадь основных клеток, мкм ² (area of epidermal cells in upper epidermis, μm^2)	319	49	65	249	409	732	163	183	380	961
периметр основных клеток верхней эпидермы, мкм (perimeter of epidermal cells in upper epidermis, μm)	99	10	20	79	125	144	21	36	92	171
извилистость основных клеток верхней эпидермы (sinuosity of epidermal cells in lower epidermis)	1.39	0.15	0.28	1.08	1.66	1.34	0.07	0.33	1.19	1.42
число основных клеток на 1 мм ² нижней эпидермы (number of epidermal cells per 1 mm ² of lower epidermis)	2401	370	490	1609	3040	1414	480	475	972	1856
средняя площадь основных клеток нижней эпидермы, мкм ² (area of epidermal cells in the lower epidermis, μm^2)	495	121	101	367	814	873	247	218	432	1273

Признаки	<i>G. gnemon</i>					<i>G. gracilipes</i>				
	M	σ	m_x	X_{\min}	X_{\max}	M	σ	m_x	X_{\min}	X_{\max}
периметр основных клеток нижней эпидермы, мкм (perimeter of epidermal cells in lower epidermis, μm)	119	19	24	92	153	160	26	40	103	196
извилистость основных клеток нижней эпидермы (sinuosity of epidermal cells in lower epidermis)	1.34	0.14	0.27	1.05	1.56	1.37	0.06	0.34	1.25	1.50
число устьиц на 1 мм ² эпидермы (number of stomata per 1 mm ² of epidermis)	296	84	60	188	543	205	68	51	135	438
число дифференцированных устьиц на 1 мм ² эпидермы (number of differentiated stomata per 1 mm ² of epidermis)	202	52	41	127	295	182	48	46	122	336
длина устьица, мкм (length of stomata, μm)	25	2	5	23	30	29	1	7	27	32
устьичный индекс, % (stomatal index, %)	7.12	1.65	1.45	4.88	11.76	7.50	0.41	1.88	6.55	8.00
	<i>G. latifolium</i>					<i>G. montanum</i>				
число основных клеток на 1 мм ² верхней эпидермы (number of epidermal cells per 1 mm ² of upper epidermis)	1231	335	371	978	2179	906	188	181	424	1312
средняя площадь основных клеток, мкм ² (area of epidermal cells in upper epidermis, μm^2)	819	146	247	465	1061	1112	325	222	718	2393
периметр основных клеток верхней эпидермы, мкм (perimeter of epidermal cells in upper epidermis, μm)	120	24	36	77	162	176	36	35	117	299
извилистость основных клеток верхней эпидермы (sinuosity of epidermal cells in lower epidermis)	1.13	0.08	0.34	1.01	1.24	1.32	0.12	0.26	1.06	1.53
число основных клеток на 1 мм ² нижней эпидермы (number of epidermal cells per 1 mm ² of lower epidermis)	1101	73	332	990	1250	970	145	194	521	1187
средняя площадь основных клеток нижней эпидермы, мкм ² (area of epidermal cells in the lower epidermis, μm^2)	1061	171	320	714	1293	1240	335	248	809	2457
периметр основных клеток нижней эпидермы, мкм (perimeter of epidermal cells in lower epidermis, μm)	146	27	44	90	192	193	30	39	148	285
извилистость основных клеток нижней эпидермы (sinuosity of epidermal cells in lower epidermis)	1.21	0.09	0.36	1.07	1.33	1.39	0.11	0.28	1.22	1.65
число устьиц на 1 мм ² эпидермы (number of stomata per 1 mm ² of epidermis)	168	43	51	121	285	162	29	31	98	232
число дифференцированных устьиц на 1 мм ² эпидермы (number of differentiated stomata per 1 mm ² of epidermis)	151	36	46	118	248	137	27	27	72	213
длина устьица, мкм (length of stomata, μm)	32	2	10	28	36	30	2	6	27	33
устьичный индекс, % (stomatal index, %)	10.66	1.38	3.21	9.09	14.18	10.08	1.04	2.02	7.88	12.56

M – среднее; m_x – ошибка среднего; σ – стандартное отклонение; X_{\min} – наименьшее значение; X_{\max} – наибольшее значение.

M – mean; m_x – standard error of the mean; σ – standard deviation; X_{\min} – minimum; X_{\max} – maximum.

***Gnetum gracilipes* C.Y. Cheng**

Табл. I, фиг. 5–7

Верхняя эпидерма (табл. I, фиг. 6) сложена клетками средних размеров (1100–1600 клеток на 1 мм²), либо мелкоклеточная (1600–2500 клеток на 1 мм²). Средняя площадь основных клеток 380–921 мкм², их периметр 92–170 мкм. Проекция тангентальных стенок основных клеток квадратная,

прямоугольная, вытянутая или распластанная. Очертания извилисто-волнистые. Коэффициент извилистости очертаний наружных тангентальных стенок составляет от 1.2 до 1.4.

Нижняя эпидерма (табл. I, фиг. 7) крупноклеточная (970–1350 клеток на 1 мм²), либо сложена клетками средних размеров (1350–1800 клеток на 1 мм²). Средняя площадь основных клеток 430–1270 мкм², их периметр 100–200 мкм. Проекция тангентальных стенок основных клеток квадратная, прямоугольная, вытянутая или распластанная. Очертания извилисто-волнистые. Коэффициент извилистости очертаний наружных тангентальных стенок колеблется от 1.3 до 1.5.

На единицу поверхности покровной ткани устьиц насчитывается мало (120–160 на 1 мм²), много (160–250 на 1 мм²), либо среднее число (250–330 на 1 мм²). Листья гипостоматные. Устьица расположены между жилками без видимого порядка (табл. I, фиг. 7). Над крупными жилками также встречаются единичные устьица. Длина устьиц 27–32 мкм. Устьичный индекс малый (6.5–8.0%). Преобладающий тип устьиц парацитный. Обнаружены абортированные устьица (табл. I, фиг. 7). На поверхности нижней эпидермы присутствуют коровые бородавки.

Статистические характеристики признаков строения эпидермы *G. gracilipes* приведены в таблице 1.

***Gnetum latifolium* Blume**

Табл. II, фиг. 1–3

Верхняя эпидерма (табл. II, фиг. 2) сложена клетками средних размеров (950–1600 клеток на 1 мм²) или мелкоклеточная (1600–2100 клеток на 1 мм²). Средняя площадь основных клеток 460–1060 мкм², их периметр 80–160 мкм. Очертания клеток округлые. Проекция круглая или эллиптическая. Коэффициент извилистости очертаний наружных тангентальных стенок составляет от 1.1 до 1.2.

Нижняя эпидерма (табл. II, фиг. 3) крупноклеточная (990–1200 клеток на 1 мм²). Средняя площадь основных клеток 700–1300 мкм², их периметр 90–190 мкм. Очертания клеток извилисто-волнистые. Проекция вытянутая. Коэффициент извилистости очертаний наружных тангентальных стенок колеблется от 1.1 до 1.3.

Устьиц на единицу площади мало (120–160 на 1 мм²), либо среднее число (160–250 на 1 мм²). Листья гипостоматные. Устьица расположены между жилками без видимого порядка (табл. II, фиг. 3). Над крупными жилками также встречаются единичные устьица. Длина устьиц 28–36 мкм. Устьичный индекс малый (9.1–11 %), либо средний (11–14.2 %). Типы устьиц: парацитный, латероцитный, аномоцитный, энциклоцитный, переходные к парацитному и энциклоцитному типам. Преобладает парацитный тип. Присутствуют абортированные устьица (табл. II, фиг. 3). В покровной ткани встречаются коровые бородавки.

Статистические характеристики признаков строения эпидермы *G. latifolium* приведены в таблице 1.

***Gnetum montanum* Markgr.**

Табл. II, фиг. 4–7

Верхняя эпидерма (табл. II, фиг. 5) крупноклеточная (420–900 клеток на 1 мм²), либо сложена клетками средних размеров (900–1300 клеток на 1 мм²). Средняя площадь основных клеток 710–2400 мкм², их периметр 120–300 мкм. Очертания клеток извилисто-волнистые или крупно-волнистые. Проекция вытянутая или распластанная. Коэффициент извилистости очертаний наружных тангентальных стенок составляет от 1.1 до 1.5.

Нижняя эпидерма (табл. II, фиг. 6, 7) очень крупноклеточная (520–600 клеток на 1 мм²) или крупноклеточная (600–1200 клеток на 1 мм²). Средняя площадь основных клеток 810–2400 мкм², их периметр 150–285 мкм. Очертания клеток извилисто-волнистые или крупно-волнистые. Проекция вытянутая или распластанная. Коэффициент извилистости очертаний наружных тангентальных стенок колеблется от 1.2 до 1.6.

Устьиц на единицу площади очень мало (72–100 на 1 мм²), мало (100–160 на 1 мм²) или среднее число (160–210 на 1 мм²). Листья гипостоматные. Устьица расположены между жилками без видимого порядка (табл. II, фиг. 7). В участках над крупными жилками встречаются единичные устьица. Длина устьиц 27–33 мкм. Устьичный индекс малый (7.9–11 %) или средний (11–12.6 %). Типы устьиц: парацитный, гемипарацитный, латероцитный, аномоцитный, переходные

к гемирапарацитному, латероцитному и энциклоцитному типам. Преобладает парацитный (табл. II, фиг. 6). Присутствуют абортированные устьица. В покровной ткани встречаются коровые бородавки (Pagoda et al., 2015).

Статистические характеристики признаков строения эпидермы *G. montanum* приведены в таблице 1.

ЭПИДЕРМА БЕННЕТТИТОВЫХ
Род NILSSONIOPTERIS Nathorst, 1909
Nilssoniopteris angustifolia Doludenko
Табл. III, фиг. 1–7

Верхняя эпидерма (табл. III, фиг. 2) крупноклеточная (530–900 клеток на 1 мм²), либо сложена клетками средних размеров (900–1200 клеток на 1 мм²). Средняя площадь основных клеток 950–2200 мкм², их периметр 155–390 мкм. Клетки собраны в более ли менее четкие продольные ряды. Проекция их площади квадратная или вытянутая. Очертания клеток извилисто-волнистые. Коэффициент извилистости тангентальных стенок колеблется от 1.2 до 2.1.

Нижняя эпидерма (табл. III, фиг. 3–7) крупноклеточная (610–1350 клеток на 1 мм²), либо сложена клетками средних размеров (1350–1450 клеток на 1 мм²). Средняя площадь основных клеток 1060–1630 мкм², их периметр 155–270 мкм. Состоит из чередующихся устьичных и безустьичных полос (табл. III, фиг. 5). Проекция площади основных клеток в устьичных полосах круглая или вытянутая. Очертания клеток извилисто-волнистые или мелкоизвилистые. В безустьичных полосах клетки расположены рядами. Их проекция прямоугольная или квадратная; очертания – извилисто-волнистые, крупноволнистые, мелкоизвилистые. Коэффициент извилистости тангентальных стенок колеблется от 1.2 до 1.7. Большинство основных клеток нижней эпидермы как в устьичных, так и в безустьичных полосах имеют в центре по одной выпуклой папилле (табл. III, фиг. 3, 4, 6). Число папилл варьирует от 300 до 745 на 1 мм².

На ширину устьичной полосы приходится от одного до трех устьиц (табл. III, фиг. 5, 6). Их апертуры ориентированы под разными углами внутри полосы. Единичные устьицам могут встречаться в безустьичных полосах и над крупными жилками. Длина устьиц 32–43 мкм. Устьица парацитные (табл. III, фиг. 6, 7). Листья гипостоматные. На поверхности эпидермы устьиц насчитывается очень мало (~ 70 на 1 мм²), мало (100–160 на 1 мм²), среднее число (160–250 на 1 мм²), много (~ 260 на 1 мм²). Тангентальные стенки побочных клеток ровные, толстые. Устьичный индекс малый (9.5–11 %), средний (11–16 %) или большой (16–17.0 %).

Статистические характеристики признаков строения эпидермы *Nilssoniopteris angustifolia* приведены в таблице 2.

Таблица 2

Статистические характеристики признаков строения эпидермы
родов *Nilssoniopteris* и *Ptilophyllum*

Table 2

Statistical values of the epidermis characters for the genera *Nilssoniopteris* and *Ptilophyllum*

Признаки	<i>N. angustifolia</i>					<i>N. longifolia</i>				
	M	σ	m _x	X _{min}	X _{max}	M	σ	m _x	X _{min}	X _{max}
число основных клеток на 1 мм ² верхней эпидермы (number of epidermal cells per 1 mm ² of upper epidermis)	795	251	281	538	1234	797	255	266	444	1263
средняя площадь основных клеток, мкм ² (area of epidermal cells in upper epidermis, μm ²)	1466	421	518	952	2177	1373	524	458	648	2231
периметр основных клеток верхней эпидермы, мкм (perimeter of epidermal cells in upper epidermis, μm)	244	76	86	156	388	228	75	76	141	338
извилистость основных клеток верхней эпидермы (sinuosity of epidermal cells in lower epidermis)	1.58	0.30	0.56	1.25	2.08	1.54	0.29	0.51	1.08	1.93

Признаки	<i>N. angustifolia</i>					<i>N. longifolia</i>				
	M	σ	m_x	X_{\min}	X_{\max}	M	σ	m_x	X_{\min}	X_{\max}
число основных клеток на 1 мм ² нижней эпидермы (number of epidermal cells per 1 mm ² of lower epidermis)	967	272	342	618	1453	759	214	253	516	1136
средняя площадь основных клеток нижней эпидермы, мкм ² (area of epidermal cells in the lower epidermis, μm^2)	1326	210	469	1065	1632	1639	467	546	1030	2285
периметр основных клеток нижней эпидермы, мкм (perimeter of epidermal cells in lower epidermis, μm)	215	40	76	156	271	270	94	90	156	450
извилистость основных клеток нижней эпидермы (sinuosity of epidermal cells in lower epidermis)	1.47	0.21	0.52	1.16	1.72	1.65	0.38	0.55	1.10	2.45
число папилл на 1 мм ² эпидермы (number of papillae per 1 mm ² of epidermis)	524	133	185	303	744	0	0	0	0	0
число устьиц на 1 мм ² эпидермы (number of stomata per 1 mm ² of epidermis)	166	70	59	73	261	140	54	40	59	222
длина устьица, мкм (length of stomata, μm)	37	8	9	32	39	31	10	10	30	48
устьичный индекс, % (stomatal index, %)	12.45	2.95	4.40	9.54	16.96	11.83	2.94	3.94	6.77	15.12
	<i>P. caucasicum</i>					<i>Ptiliphyllum</i> sp.				
число основных клеток на 1 мм ² верхней эпидермы (number of epidermal cells per 1 mm ² of upper epidermis)	926	268	178	574	1773	803	113	207	535	953
средняя площадь основных клеток, мкм ² (area of epidermal cells in upper epidermis, μm^2)	2023	1234	389	607	4668	2284	1510	590	558	4830
периметр основных клеток верхней эпидермы, мкм (perimeter of epidermal cells in upper epidermis, μm)	341	140	66	152	646	380	138	98	199	635
извилистость основных клеток верхней эпидермы (sinuosity of epidermal cells in lower epidermis)	1.94	0.34	0.37	1.19	2.61	2.09	0.29	0.54	1.62	2.69
число основных клеток на 1 мм ² нижней эпидермы (number of epidermal cells per 1 mm ² of lower epidermis)	1050	232	202	655	1629	938	168	242	561	1254
средняя площадь основных клеток нижней эпидермы, мкм ² (area of epidermal cells in the lower epidermis, μm^2)	1870	771	360	301	3702	1837	1352	474	482	4392
периметр основных клеток нижней эпидермы, мкм (perimeter of epidermal cells in lower epidermis, μm)	301	100	58	114	531	314	147	81	129	613
извилистость основных клеток нижней эпидермы (sinuosity of epidermal cells in lower epidermis)	1.76	0.34	0.34	1.30	2.49	1.90	0.29	0.49	1.34	2.41
число папилл на 1 мм ² эпидермы (number of papillae per 1 mm ² of epidermis)	567	137	146	285	744	0	0	0	0	0
число устьиц на 1 мм ² эпидермы (number of stomata per 1 mm ² of epidermis)	111	38	21	56	179	156	60	40	59	255
длина устьица, мкм (length of stomata, μm)	39	7	7	29	48	37	5	9	31	46
устьичный индекс, % (stomatal index, %)	8.86	3.05	1.70	4.35	13.98	12.11	2.79	3.13	7.07	16.88

M – среднее; m_x – ошибка среднего; σ – стандартное отклонение; X_{\min} – наименьшее значение; X_{\max} – наибольшее значение.

M – mean; m_x – standard error of the mean; σ – standard deviation; X_{\min} – minimum; X_{\max} – maximum.

Nilssoniopteris longifolia Doludenko

Табл. IV, фиг. 1–7

Верхняя эпидерма (табл. IV, фиг. 2) крупноклеточная (440–900 клеток на 1 мм²), либо сложена клетками средних размеров (900–1300 клеток на 1 мм²). Средняя площадь основных клеток 650–2231 мкм², их периметр 140–340 мкм. Проекция площади основных клеток квадратная, в областях эпидермы над жилками – вытянутая. Очертания клеток извилисто-волнистые или крупноволнистые. Коэффициент извилистости тангентальных стенок колеблется от 1.1 до 1.9.

Нижняя эпидерма (табл. IV, фиг. 3–7) крупноклеточная (510–600 клеток на 1 мм²), очень крупноклеточная (600–1100 клеток на 1 мм²). Средняя площадь основных клеток 1030–2285 мкм², их периметр 155–450 мкм. Эпидерма состоит из чередующихся устьичных и безустьичных полос (табл. IV, фиг. 3). Проекция площади основных клеток в устьичных полосах квадратная или округлая, в безустьичных полосах по краям квадратная, а в центральной части вытянутая. Очертания клеток извилисто-волнистые или крупноволнистые. Коэффициент извилистости тангентальных стенок колеблется от 1.1 до 2.4.

На ширину устьичной полосы приходится три-четыре устьица (табл. IV, фиг. 3). Их апертуры ориентированы под разными углами внутри полосы. Единичные устьица могут встречаться в безустьичных полосах. Длина устьиц 30–48 мкм. Листья гипостоматные. На поверхности эпидермы устьиц насчитывается очень мало (59–100 устьиц на 1 мм²), мало (100–160 устьиц на 1 мм²), либо среднее число (160–250 устьиц на 1 мм²) (табл. IV, фиг. 3). Устьица парацитные (табл. IV, фиг. 4, 6, 7). Устьичный индекс малый (6.8–11%) или средний (11–15.1%). Тангентальные стенки побочных клеток ровные или изогнутые.

Редко в безустьичных полосах присутствуют основания волосков (табл. IV, фиг. 4, 5). Они крупные, правильной круглой формы. Их площадь составляет около 1000–1100 мкм².

Статистические характеристики признаков строения эпидермы *Nilssoniopteris longifolia* приведены в таблице 2.

Род Ptilophyllum Morris, 1840

Ptilophyllum caucasicum Doludenko

Табл. V, фиг. 1–6

Верхняя эпидерма (табл. V, фиг. 2) крупноклеточная (570–900 клеток на 1 мм²), сложена клетками средних размеров (900–1600 клеток на 1 мм²), либо мелкоклеточная (1600–1770 клеток на 1 мм²). Средняя площадь основных клеток 600–4660 мкм², их периметр 150–645 мкм. Проекция площади основных клеток квадратная или прямоугольная, над крупными жилками прямоугольная. Очертания клеток извилисто-волнистые, крупноволнистые или извилистые. Коэффициент извилистости тангентальных стенок колеблется от 1.2 до 2.6.

Нижняя эпидерма (табл. V, фиг. 3–6) крупноклеточная (655–1350 клеток на 1 мм²), либо сложена клетками средних размеров (1350–1600 клеток на 1 мм²). Средняя площадь основных клеток 300–3700 мкм², их периметр 115–530 мкм. Состоит чередующихся устьичных и безустьичных полос (табл. V, фиг. 5). Проекция площади основных клеток в устьичных полосах округлая, квадратная; в безустьичных полосах – квадратная, прямоугольная; очертания клеток извилисто-волнистые, крупноволнистые, извилистые. Коэффициент извилистости тангентальных стенок колеблется от 1.3 до 2.5. Большинство основных клеток нижней эпидермы как в устьичных, так и в безустьичных полосах имеют в центре по одной выпуклой папилле. Их отпечатки хорошо видны в верхней эпидерме в виде выпуклых выростов и с нижней стороны – представляют собой узкие углубления-полости в центральных частях основных клеток (табл. V, фиг. 3, 4, 6). Число папилл варьирует от 285 до 745 на 1 мм².

Устьица располагаются двух-трехрядными полосами (табл. V, фиг. 5), их апертуры ориентированы поперек жилок. Довольно часто устьица встречаются в безустьичных полосах, реже – над крупными жилками. Длина устьиц 29–48 мкм. Листья гипостоматные. На поверхности эпидермы устьиц насчитывается очень мало (56–100 устьиц на 1 мм²), мало (100–160 устьиц на 1 мм²), либо среднее число (160–180 устьиц на 1 мм²). Тип устьиц – парацитный (табл. V, фиг. 6). Устьичный индекс очень малый (4.4–6%), малый (6–11%) или средний (11–14.0%). Устьица погруженные, побочные клетки нависают над замыкающими, формируя H-образную полость (табл. V, фиг. 3, 4).

Статистические характеристики признаков строения эпидермы *Ptilophyllum caucasicum* приведены в таблице 2.

Ptilophyllum sp.
Табл. VI, фиг. 1–6

Верхняя эпидерма (табл. VI, фиг. 2) крупноклеточная (535–900 клеток на 1 мм²), либо сложена клетками средних размеров (900–950 клеток на 1 мм²). Средняя площадь основных клеток 560–4830 мкм², их периметр 200–635 мкм. Проекция площади основных клеток квадратная или прямоугольная. Очертания клеток извилисто-волнистые, крупноволнистые или извилистые. Коэффициент извилистости тангентальных стенок колеблется от 1.6 до 2.7.

Нижняя эпидерма (табл. VI, фиг. 3–6) очень крупноклеточная (560–600 клеток на 1 мм²), либо крупноклеточная (600–1253 клеток на 1 мм²). Средняя площадь основных клеток 480–4390 мкм², их периметр 130–610 мкм. Состоит из чередующихся устьичных и безустьичных полос (табл. VI, фиг. 3). Проекция площади основных клеток распластанная, квадратная или прямоугольная, над крупными жилками прямоугольная. Очертания клеток извилисто-волнистые и извилистые в безустьичных полосах, крупноволнистые и извилисто-волнистые в устьичных полосах. Коэффициент извилистости тангентальных стенок колеблется от 1.3 до 2.4.

Устьица располагаются нечеткими двурядными полосами, их апертуры ориентированы поперек жилок (табл. VI, фиг. 3). Устьичные полосы могут сливаться друг с другом. Устьица часто располагаются в безустьичных полосах, реже – над крупными жилками. Длина устьиц 31–46 мкм. Листья гипостоматные. На поверхности эпидермы устьиц насчитывается очень мало (59–100 устьиц на 1 мм²), мало (100–160 устьиц на 1 мм²), либо среднее число (160–250 устьиц на 1 мм²). Тип устьиц – парациклический (табл. VI, фиг. 5, 6). Устьичный индекс малый (7.1–11%), средний (11–16%) или большой (16–16.9%). Устьица погруженные, побочные клетки нависают над замыкающими, формируя H-образную полость (табл. VI, фиг. 4).

Статистические характеристики признаков строения эпидермы *Ptilophyllum sp.* приведены в таблице 2.

ОБСУЖДЕНИЕ

Изменчивость признаков строения эпидермы *Gnetum*, *Nilssoniopteris* и *Ptilophyllum*

Коэффициенты вариации изученных признаков для представителей рода *Gnetum* колеблются от 6.4 до 24.0% (рис. 1, табл. 3). Большая их часть имеет средний и повышенный уровни общей изменчивости. Очень низкий уровень изменчивости ($C_v \leq 7.5\%$) свойственен длине устьиц; низкий (8–12%) – извилистости тангентальных стенок основных клеток верхней и нижней эпидермы; средний (13–20%) – устьичному индексу, периметру основных клеток верхней и нижней эпидермы и числу основных клеток на 1 мм² нижней эпидермы; повышенный (21–30%) – средней площади основных клеток верхней и нижней эпидермы, числу основных клеток на 1 мм² верхней эпидермы и числу устьиц на 1 мм² эпидермы.

Коэффициенты вариации признаков строения эпидермы для представителей рода *Nilssoniopteris* колеблются от 18.0 до 39.9% (рис. 1, табл. 3). Большая часть из них демонстрирует повышенный и высокий уровни общей изменчивости. Средний уровень изменчивости свойственен извилистости тангентальных стенок основных клеток в верхней и нижней эпидерме, повышенный – устьичному индексу, средней площади основных клеток нижней эпидермы и их периметру, числу основных клеток на 1 мм² нижней эпидермы; высокий (31–40%) – длине устьиц, средней площади основных клеток верхней эпидермы и их периметру, числу основных клеток на 1 мм² верхней эпидермы, числу устьиц на 1 мм² эпидермы.

Коэффициенты вариации признаков строения эпидермы для видов рода *Ptilophyllum* колеблются от 15.7 до 63.5% (рис. 1, табл. 3). Большинство из них имеет повышенный и высокий уровни общей изменчивости. Средний уровень изменчивости демонстрируют извилистость основных клеток верхней и нижней эпидермы, длина устьиц, число основных клеток на 1 мм² нижней эпидермы; повышенный – число основных клеток на 1 мм² верхней эпидермы, устьичный индекс; высокий – число устьиц на 1 мм² эпидермы, периметр основных клеток верхней и нижней эпидермы; очень высокий ($C_v > 40\%$) – средняя площадь основных клеток верхней и нижней эпидермы.

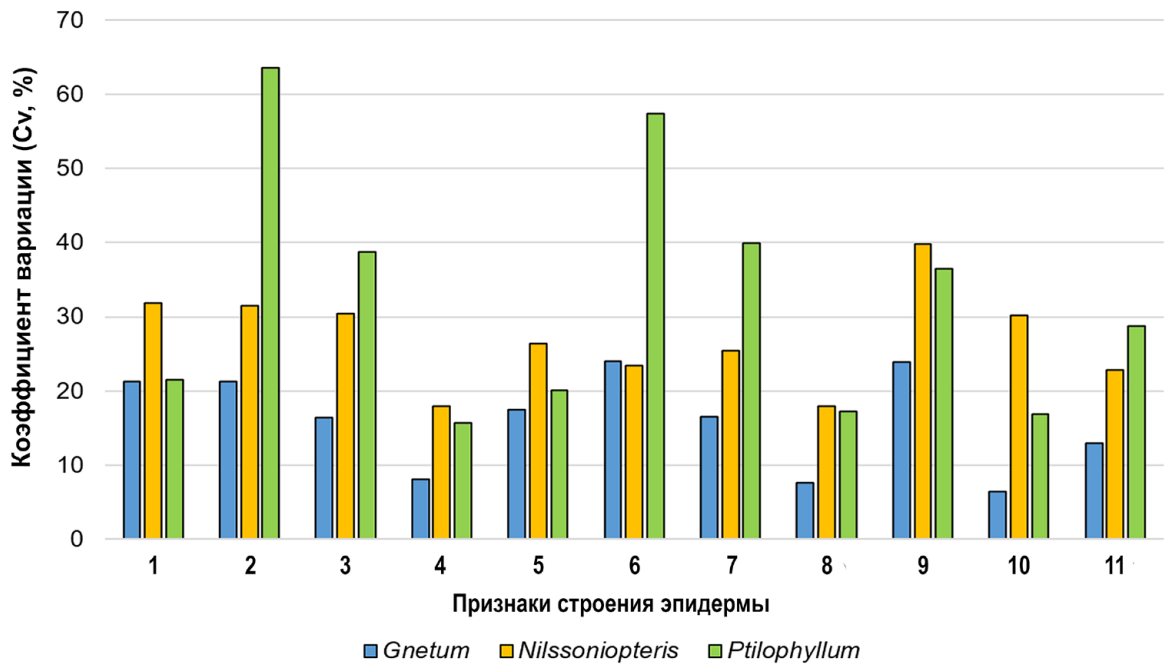


Рис. 1. Общая изменчивость признаков строения листа у *Gnetum*, *Nilssoniopteris* и *Ptilophyllum*.

1 – число основных клеток на 1 мм² верхней эпидермы; 2 – средняя площадь основных клеток, мкм²; 3 – периметр основных клеток верхней эпидермы, мкм; 4 – извилистость основных клеток верхней эпидермы; 5 – число основных клеток на 1 мм² нижней эпидермы; 6 – средняя площадь основных клеток нижней эпидермы, мкм²; 7 – периметр основных клеток нижней эпидермы, мкм; 8 – извилистость основных клеток нижней эпидермы; 9 – число устьиц на 1 мм² эпидермы; 10 – длина устьица, мкм; 11 – устьичный индекс, %.

Fig. 1. The common variability of the leaf structure characters in *Gnetum*, *Nilssoniopteris* and *Ptilophyllum*. 1 – number of epidermal cells per 1 mm² of upper epidermis; 2 – area of epidermal cells in upper epidermis, μm²; 3 – perimeter of epidermal cells in upper epidermis, μm; 4 – sinuosity of epidermal cells in lower epidermis; 5 – number of epidermal cells per 1 mm² of lower epidermis; 6 – area of epidermal cells in the lower epidermis, μm²; 7 – perimeter of epidermal cells in lower epidermis, μm; 8 – sinuosity of epidermal cells in lower epidermis; 9 – number of stomata per 1 mm² of epidermis; 10 – length of stomata, μm; 11 – stomatal index, %.

Как показано на диаграмме на рис. 1, значения коэффициентов вариации признаков строения эпидермы изученных родов беннеттитовых в целом выше, чем у гнетума. Общая изменчивость признаков у родов *Nilssoniopteris* и *Ptilophyllum* держится на повышенном и высоком уровнях, у *Gnetum* – на среднем и повышенном уровнях. Тем не менее, в целом значения коэффициентов вариации признаков эпидермы беннеттитовых и гнетовых сопоставимы и, несмотря на явный разброс в значениях, демонстрируют ряд сходств.

Во-первых, и у гнетовых, и у беннеттитовых извилистость тангентальных стенок основных клеток эпидермы, по сравнению с изменчивостью у других признаков, имеет самый низкий уровень изменчивости ($C_v \leq 18.0\%$), то есть это достаточно стабильный признак, что согласуется с данными систематики. Извилистость тангентальных стенок основных клеток с успехом используется как диагностический признак для выделения отдельных видов беннеттитовых (Doludenko, Svanidze, 1969; Kiritchkova, Nosova, 2012).

Во-вторых, к стабильным признакам также относится и длина устьиц. Она относительно малоизменчива у видов рода *Ptilophyllum* ($C_v = 16.8\%$) и малоизменчива у *Gnetum* ($C_v = 6.4\%$). У первых размер устьиц также имеет таксономическую значимость (Doludenko, Svanidze, 1969).

В-третьих, значительный разброс значений коэффициентов вариации характерен для числа основных клеток на 1 мм² верхней и нижней эпидермы ($17.5\% \leq C_v \leq 31.9\%$), площади тангентальных стенок основных клеток верхней и нижней эпидермы ($21.2\% \leq C_v \leq 63.5\%$) и для числа устьиц на 1 мм² эпидермы ($29.3\% \leq C_v \leq 39.9\%$).

Интересно, что несмотря на существенные колебания уровня общей изменчивости различных элементов эпидермы у беннеттитовых, соотношение числа устьиц и числа основных клеток, то есть

Значения коэффициентов вариации (C_v , %) признаков строения эпидермы
Gnetum, *Nilssoniopteris* и *Ptilophyllum*

Coefficients of character variation (C_v , %) of epidermal structure
for *Gnetum*, *Nilssoniopteris* and *Ptilophyllum*

Признаки	<i>Gnetum</i>	<i>Nilssoniopteris</i>	<i>Ptilophyllum</i>
число основных клеток на 1 мм ² верхней эпидермы (number of epidermal cells per 1 mm ² of upper epidermis)	21.24	31.89	21.51
средняя площадь основных клеток, мкм ² (area of epidermal cells in upper epidermis, μm ²)	21.22	31.44	63.55
периметр основных клеток верхней эпидермы, мкм (perimeter of epidermal cells in upper epidermis, μm)	16.33	30.43	38.69
извилистость основных клеток верхней эпидермы (sinuosity of epidermal cells in lower epidermis)	8.11	17.96	15.68
число основных клеток на 1 мм ² нижней эпидермы (number of epidermal cells per 1 mm ² of lower epidermis)	17.49	26.32	20.03
средняя площадь основных клеток нижней эпидермы, мкм ² (area of epidermal cells in the lower epidermis, μm ²)	23.95	23.44	57.42
периметр основных клеток нижней эпидермы, мкм (perimeter of epidermal cells in lower epidermis, μm)	16.52	25.40	39.98
извилистость основных клеток нижней эпидермы (sinuosity of epidermal cells in lower epidermis)	7.59	17.97	17.19
число устьиц на 1 мм ² эпидермы (number of stomata per 1 mm ² of epidermis)	23.88	39.85	36.52
длина устьица, мкм (length of stomata, μm)	6.39	30.16	16.83
устьичный индекс, % (stomatal index, %)	12.97	22.81	28.76

устьичный индекс, остается более или менее стабильным в пределах не только вида, но и рода ($13.0\% \leq C_v \leq 28.8\%$).

Корреляция признаков строения эпидермы *Gnetum*, *Nilssoniopteris* и *Ptilophyllum*

По результатам компонентного анализа было выявлено три плеяды признаков строения эпидермы (табл. 4). Их суммарная факторная дисперсия ($\sum FD$) составила 78.9 %.

Первая плеяда ($|r| \geq 0.5$; $FD = 52.5\%$) объединила 11 признаков строения эпидермы: средняя площадь основных клеток в верхней и нижней эпидерме, их периметр и извилистость их тангентальных стенок, число основных клеток на 1 мм² верхней и нижней эпидермы, общее число и число дифференцированных устьиц на 1 мм² эпидермы, длина устьиц. Признаком-индикатором (признак с максимальным значением дисперсии в факторе) является периметр основных клеток нижней эпидермы ($r = -0.896$). Чем крупноклеточнее эпидерма, тем больше площадь и периметр ее клеток, ниже извилистость их тангентальных стенок, меньше количество устьиц на 1 мм² площади, но устьица крупнее и большая их часть дифференцирована. И наоборот, чем мелкоклеточнее эпидерма, тем меньше площадь и периметр основных клеток, выше извилистость их тангентальных стенок, больше устьиц на 1 мм², меньше их размер, и часть устьиц являются абортированными.

Во вторую плеяду ($|r| \geq 0.5$; $FD = 14.3\%$) вошло три признака: число папилл на 1 мм² эпидермы, общее число и число дифференцированных устьиц на 1 мм² эпидермы. Признаком-индикатором является число дифференцированных устьиц на 1 мм² эпидермы ($r = -0.669$). Данная плеяда показывает различия в строении эпидермы видов беннеттитовых, несущих папиллы на поверхности основных клеток (*N. angustifolia* и *P. caucasicum*), видов беннеттитовых, у которых папиллы отсутствуют (*N. longifolia* и *Ptilophyllum* sp.) и представителей рода *Gnetum*. Для видов беннеттитовых, несущих на поверхности эпидермы папиллы, отмечена корреляция между числом устьиц и числом папилл. Чем больше число устьиц на единицу площади, тем больше число папилл, и наоборот, чем меньше число устьиц на единицу площади, тем, соответственно, меньше число папилл. В эпидерме гнетумов общее число устьиц коррелирует с числом дифференцированных устьиц. Чем выше общее число

Факторная структура признаков строения эпидермы
Gnetum, *Nilssoniopteris* и *Ptilophyllum*

Table 4

Factor structure of epidermal characters
in *Gnetum*, *Nilssoniopteris* and *Ptilophyllum*

Признаки	Плеяда 1	Плеяда 2	Плеяда 3
число основных клеток на 1 мм ² верхней эпидермы (number of epidermal cells per 1 mm ² of upper epidermis)	785	-231	478
средняя площадь основных клеток, мкм ² (area of epidermal cells in upper epidermis, μm ²)	-831	-256	151
периметр основных клеток верхней эпидермы, мкм (perimeter of epidermal cells in upper epidermis, μm)	-889	-271	232
извилистость основных клеток верхней эпидермы (sinuosity of epidermal cells in lower epidermis)	-733	-269	349
число основных клеток на 1 мм ² нижней эпидермы (number of epidermal cells per 1 mm ² of lower epidermis)	765	-317	527
средняя площадь основных клеток нижней эпидермы, мкм ² (area of epidermal cells in the lower epidermis, μm ²)	-840	-089	064
периметр основных клеток нижней эпидермы, мкм (perimeter of epidermal cells in lower epidermis, μm)	-896	-169	184
извилистость основных клеток нижней эпидермы (sinuosity of epidermal cells in lower epidermis)	-740	-244	280
число папилл на 1 мм ² эпидермы (number of papillae per 1 mm ² of epidermis)	-373	-617	-270
число устьиц на 1 мм ² эпидермы (number of stomata per 1 mm ² of epidermis)	752	-565	138
число дифференцированных устьиц на 1 мм ² эпидермы (number of differentiated stomata per 1 mm ² of epidermis)	643	-669	-167
длина устьица, мкм (length of stomata, μm)	-600	221	133
устьичный индекс, % (stomatal index, %)	-277	-444	-784
FD, %	52.5	14.3	12.1

Плеяда 1–Плеяда 3 – нагрузки признаков по первой, второй и третьей плеядам. FD – факторная дисперсия. %. Ноль и точка перед значениями признаков опущены. Жирным шрифтом выделены признаки с $|r| > 0.5$, где модуль r – дисперсия.

Pleiad 1, Pleiad 2, Pleiad 3 – factor loadings on all the factors. FD – factor dispersion. %. Zero and the dot in front of the characteristic values are omitted. Characters with $|r| > 0.5$ are marked by bold. $|r|$ is variance.

устьиц на 1 мм² эпидермы, тем большая их часть дифференцирована, и наоборот, чем ниже общее число устьиц на 1 мм² эпидермы, тем меньшая их часть дифференцирована.

В состав третьей плеяды ($|r| \geq 0.5$; FD = 12.1%) вошли два признака: устьичный индекс и число основных клеток на 1 мм² нижней эпидермы. Признаком-индикатором является устьичный индекс ($r = -0.784$). Плеяда описывает соотношение удельной доли устьиц и крупноклеточности. Чем крупноклеточнее эпидерма, тем ниже устьичный индекс и наоборот, чем мелкоклеточнее эпидерма, тем выше устьичный индекс.

В факторном пространстве (рис. 2) образцы изученных листьев расходятся по первой плеяде. Виды рода *Gnetum* формируют достаточно плотный кластер, в котором хорошо выделяются отдельные виды. Беннеттитовые же формируют крупный рассеянный кластер, занимающий значительную часть факторного пространства. Внутри этого кластера выделить отдельные виды или роды не представляется возможным. Тем не менее, по второй плеяде более ли менее выделяются два кластера, включающие виды, несущие папиллы на основных клетках эпидермы (*N. angustifolia* и *P. caucasicum*) и виды без папилл (*N. longifolia* и *Ptilophyllum* sp.).

Как уже было показано в наших предыдущих статьях (Pautov et al., 2012; Pautov, Pagoda, 2015), эпидерма представителей рода *Gnetum* довольно однообразна. Различия между видами выявлены по соотношению составных элементов эпидермы, а также по количеству абортированных устьиц

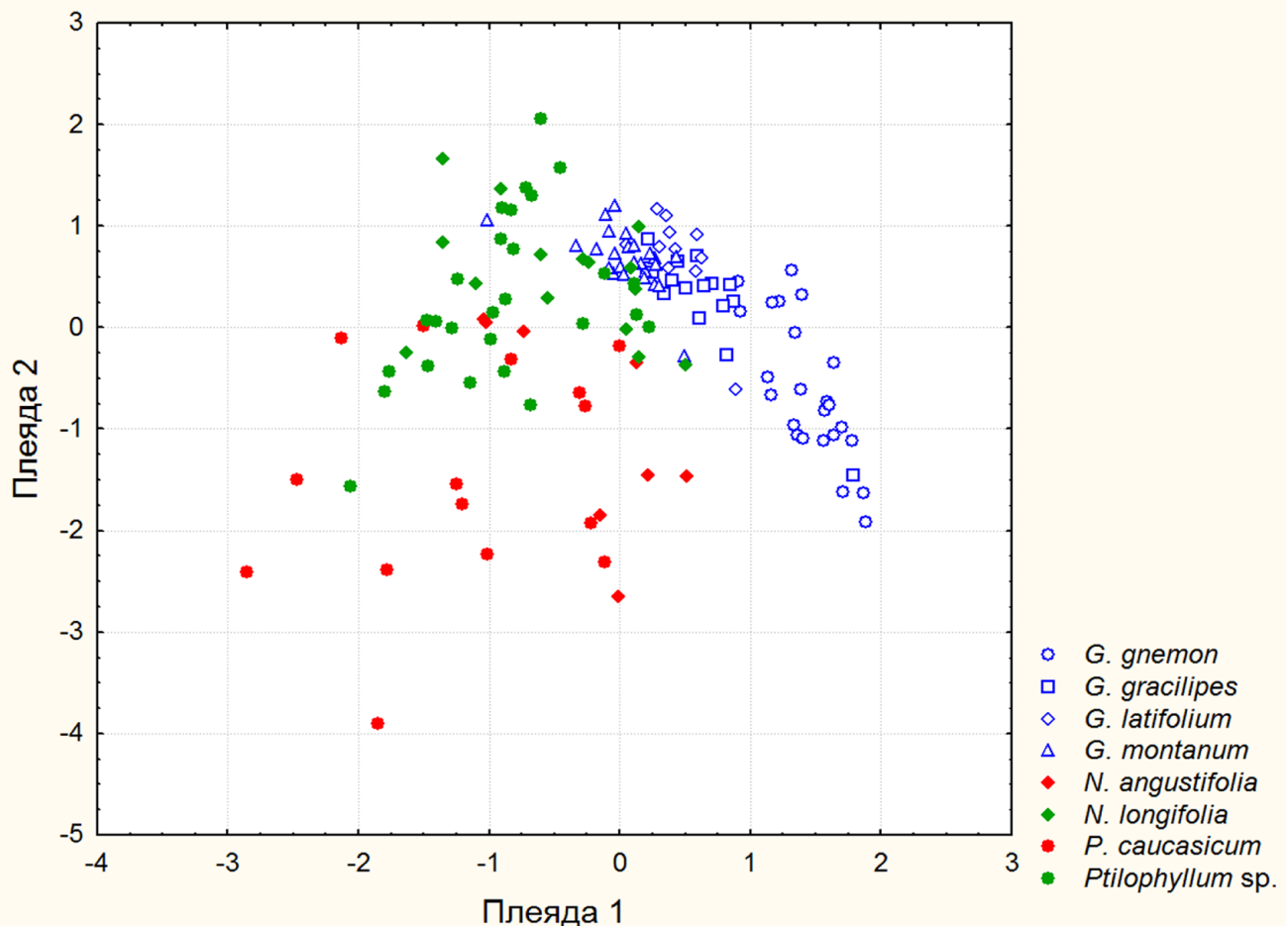


Рис. 2. Распределение образцов листьев *Gnetum*, *Nilssoniopteris* и *Ptilophyllum* в пространстве первой и второй плеяд. Виды рода *Gnetum* обозначены белыми значками; виды беннеттитовых, основные клетки нижней эпидермы которых несут папиллы, обозначены серыми значками; виды беннеттитовых без папилл – черными значками.

Fig. 2. Distribution of leaf samples of *Gnetum*, *Nilssoniopteris* and *Ptilophyllum* in the scatterplot of Pleiad 1 and Pleiad 2. *Gnetum*s are marked by white icons; Bennettitales with papillae in epidermal cells are marked by gray icons; Bennettitales without papillae in epidermal cells are indicated by black icons.

и их соотношению с числом дифференцированных. Соотношение дифференцированных и абортированных устьиц находит свое отражение в корреляционной структуре признаков строения листьев в роде *Gnetum* (Pautov et al., 2012). Эта корреляция может быть связана с регуляцией уровня транспирации листьев (табл. 4). Чем крупноклеточнее эпидерма (третья плеяда, число основных клеток на единицу нижней эпидермы = 0.527), тем ниже удельная доля устьиц (третья плеяда, устьичный индекс = -0.784), и наоборот, чем мелкоклеточнее эпидерма, тем удельная доля устьиц выше. Чем больше устьиц (вторая плеяда, число устьиц на единицу эпидермы = -0.565) закладывается, тем большая их часть дифференцируется (вторая плеяда, число дифференцированных устьиц на единицу эпидермы = -0.669), то есть становится функциональной, при этом удельная доля устьиц ниже (вторая плеяда, устьичный индекс = -0.444); и наоборот, чем меньше закладывается устьиц, тем меньшая их часть дифференцируется, а удельная доля устьиц выше. Абортированные устьица встречаются в эпидерме многих видов гнетума. На примере *G. gnemon* показано, что их заложение происходит на протяжении второй фазы развития листа в период массового заложения паразитных устьиц. Эти данные подтверждают предположение о том, что наличие абортированных устьиц может являться закономерной мутацией, выработавшейся в процессе эволюции для эффективной регуляции водного режима (Pautov, Pagoda, 2013, 2014).

Эпидерма *Nilssoniopteris* и *Ptilophyllum* отличается значительным разнообразием даже в пределах одного вида. Тем не менее, несмотря на сильные различия в строении эпидермы, в системе корреляций между признаками эпидермы *Gnetum*, *Nilssoniopteris* и *Ptilophyllum* выявлен ряд общих черт.

Во-первых, сходство в соотношении слагающих эпидерму элементов (табл. 4, первая плеяда), описываемое такими признаками как число и площадь основных клеток, а также число устьиц на 1 мм² площади эпидермы. Эти корреляционные связи являются базовыми для признаков строения листьев семенных растений. Изменение какого-то одного признака неуклонно влечет за собой изменение других признаков не только эпидермы, но и всего листа (Pautov, 2009).

Во-вторых, одинаковые соотношения между размерами листа (его крупно- и мелкоклеточности), числом устьиц и степенью извилистости тангентальных стенок основных клеток (табл. 4, первая плеяда). Чем крупноклеточнее эпидерма (число основных клеток на единицу площади верхней эпидермы = 0.785 и нижней эпидермы = 0.765), тем более извилистые тангентальные стенки ее основных клеток (извилистость основных клеток верхней эпидермы = - 0.733 и нижней эпидермы = - 0.740), что указывает на разнообразие их формы, и наоборот, чем мелкоклеточнее эпидерма, тем менее извилистые тангентальные стенки ее основных клеток. Наряду с площадью покровной ткани, форма основных клеток играет существенная роль в морфогенезе листьев семенных растений (Pautov, 2009). Таким образом, извилистость клеточных стенок может, в частности, участвовать в поддержании плоской формы листовой пластинки, а также влиять на плотность размещения устьиц (Pautov, Vasilieva, 2010).

В-третьих, у *Gnetum* и у исследованных родов беннеттитовых выявлена отрицательная корреляция между размером устьиц и крупноклеточностью эпидермы (табл. 4, первая плеяда). Это можно объяснить как повышением эффективности регуляции транспирации и удержания влаги растением (см. выше), так и онтогенетическими особенностями развития листа: чем больше клеток поделилось, тем мелкоклеточнее эпидерма (число основных клеток на единицу площади верхней эпидермы = 0.785 и нижней эпидермы = 0.765), и в ней много мелких устьиц (длина устьица = - 0,600), и наоборот, чем меньше клеток поделилось, тем крупноклеточнее эпидерма, и в ней небольшое число крупных устьиц.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В изменчивости и корреляционной структуре признаков строения эпидермы вымерших родов *Nilssoniopteris* и *Ptilophyllum* (Bennettitales), а также представителей современного рода *Gnetum* (Gnetales) обнаружено значительное сходство.

По значениям коэффициента вариации слабо изменчивым признаком является извилистость тангентальных стенок основных клеток эпидермы, то есть это относительно консервативный признак, на который опираются систематики при выделении видов. При этом извилистость коррелирует с размерами листа (числом клеток на единицу поверхности эпидермы и их площадью), что может влиять на форму листа.

Относительно стабильным признаком является длина устьиц, которая коррелирует с числом основных клеток эпидермы, что может являться одним из факторов регуляции транспирации.

Изменчивыми являются такие признаки как: число основных клеток на единицу площади эпидермы, площадь их тангентальных стенок и число устьиц на 1 мм² эпидермы. Эти же признаки представлены в первой плеяде по результатам анализа главных компонент. Они определяют крупноклеточность и мелкоклеточность эпидермы, а, следовательно, и размер листа, который может варьироваться в пределах вида.

У видов рода *Gnetum* присутствует корреляция между соотношением числа дифференцированных и абортированных устьиц. У *N. angustifolia* и *P. caucasicum* число устьиц коррелирует с числом папилл на единице площади.

БЛАГОДАРНОСТИ

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 18-34-00912 и частично проводилось на оборудовании центра коллективного пользования «Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов» БИН РАН.

Авторы выражают благодарность сотрудникам кафедры ботаники Санкт-Петербургского государственного университета к.б.н. М. А. Романовой за редактирование статьи и А. Н. Мельниковой за предоставление лабораторного оборудования; сотрудникам лаборатории палеоботаники БИН РАН Д. В. Громыко за помощь в обработке материала, С. С. Поповой за помощь в сборе материала из Китая и Н. В. Носовой за предоставление возможности работы с коллекцией ископаемых растений.

ЛИТЕРАТУРА

- [Barykina] Барыкина, Р. П., Веселова, Т. Д., Девятов, А. Г., Джалилова, Х. Х., Ильина, Г. М., Чубатова, Н. В. 2000. Основы микротехнических исследований в ботанике. Справочное руководство. М.: Изд-во каф. высш. растений биол. ф-та Моск. гос. ун-та, 127 с.
- [Doludenko] Долуденко, М. П., Сванидзе, Ц. И. 1969. Позднеюрская флора Грузии. М.: Наука, 116 с.
- [Kendall] Кендалл, М. Дж., Стьюарт, А. 1976. Многомерный статистический анализ и временные ряды. М.: Наука, 736 с.
- [Kiritchkova] Киричкова, А. И., Носова, Н. В. 2012. Континентальная юра Средне-Каспийского бассейна. Часть 2: Фациальные особенности, тафономия, межрегиональная корреляция, флора (Pinnophyta: Pteridospermae, Cycadales, Bennettitales, Ginkgoales, Czekanowskiales, Coniferales). СПб.: ФГУП «ВНИГРИ», 338 с.
- [Мамаев] Мамаев, С. А. 1972. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). М.: Наука, 284 с.
- [Pautov] Паутов, А. А. 2009. Закономерности филломорфогенеза вегетативных органов растений. СПб.: СПбГУ, 219 с.
- [Pautov] Паутов, А. А., Пагода, Я. О., Крылова, Е. Г. 2012. Строение листа *Gnetum gnemon* (Gnetaceae). – Бот. журн., 97(12): 1497–1505.
- [Pautov] Паутов, А. А., Пагода, Я. О. 2013. Распределение абортированных устьиц в эпидерме листа *Gnetum gnemon* (Gnetaceae). – Вестник Санкт-Петербургского университета, серия 3, биология, 4: 26–33.
- [Pautov] Паутов, А. А., Пагода, Я. О. 2014. Рост и развитие листа *Gnetum gnemon* (Gnetaceae). – Бот. журн., 99(9): 1010–1015.
- [Pautov] Паутов А. А., Пагода Я. О. 2015. Структурное разнообразие эпидермы листьев в роде *Gnetum* (Gnetaceae). – Бот. журн., 100(2): 171–177.
- [Pautov] Паутов, А. А., Васильева, В. А. 2010. Роль формы основных клеток эпидермы в морфогенезе листа представителей Hamamelidaceae. – Бот. журн., 95(3): 338–347.
- [Vasiliev] Васильев, Б. Р. 1988. Строение листа древесных растений различных климатических зон. Л.: ЛГУ, 208 с.
- [Zakharevich] Захаревич, С. Ф. 1954. К методике описания эпидермиса листа. – Вестник Ленинградского университета, серия 3, биология, 4: 65–75.
- Arbicheva, A., Pautov, A., Saldaña, A. 2021. Water storage and transport in leaves of vesselless trees in the temperate rainforest of south-central Chile. – *Gayana Botanica*, 78: 141–155. <https://doi.org/10.4067/S0717-66432021000200141>
- Baranova, M. 1992. Principles of comparative stomatographic studies of flowering plants. – *The Botanical Review*, 58(1): 49–99. <https://doi.org/10.1007/BF02858543>
- Carmichael, J. S., Friedman, W. E. 1996. Double fertilization in *Gnetum gnemon* (Gnetaceae): its bearing on the evolution of sexual reproduction within the Gnetales and the anthophyte clade. – *American Journal of Botany*, 83(6): 767–780. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1996.tb12766.x>
- Crane, P. R. 1996. The Fossil History of the Gnetales. – *International Journal of Plant Sciences*, 157(6): 50–57. <https://doi.org/10.1086/297403>
- Donoghue, M. J., Doyle, J. A. 2000. Seed plant phylogeny: demise of the anthophyte hypothesis? – *Current Biology*, 10: 106–109. [https://doi.org/10.1016/S0960-9822\(00\)00304-3](https://doi.org/10.1016/S0960-9822(00)00304-3)
- Florin, R. 1931. Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Coniferales und Cordaitales I. – *Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens, Handlingar*, 10: 1–588.
- Florin, R. 1933. Studien über die Cycadales des Mesozoikums nebst Erörterungen über die Spaltöffnungsapparate der Bennettitales. – *Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens, Handlingar*, 12: 1–134.
- Friedman, W. E. 1998. The evolution of double fertilization and endosperm: an “historical” perspective. – *Sex Plant Reproduction*, 11: 6–16. <https://doi.org/10.1007/s004970050114>
- Friis, E. M., Crane, P. R., Pedersen, K. R. 2019. *Chlamydospermous* seeds document the diversity and abundance of extinct Gnetalean relatives in Early Cretaceous vegetation. – *International Journal of Plant Sciences*, 180(7): 643–666. <https://doi.org/10.1086/704356>
- Haycraft, C. J., Carmichael, J. S. 2001. Development of sterile ovules on bisexual cones of *Gnetum gnemon* (Gnetaceae). – *American Journal of Botany*, 88: 1326–1330. <https://doi.org/10.2307/3558344>
- Krassilov, V. A., Bugdaeva, E. V. 1988. Gnetalean plants from the Jurassic of Ust-Balej, East Siberia. – *Review of Palaeobotany and Palynology*, 53: 359–374. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(88\)90040-1](https://doi.org/10.1016/0034-6667(88)90040-1)

- Nautiyal, D. D., Singh, S., Pant, D. D. 1976. Epidermal structure and ontogeny of stomata in *Gnetum gnemon*, *G. montanum* and *G. ula*. – *Phytomorphology*, 26(3): 282–296.
- Nosova, N., van Konijnenburg-van Cittert, J. H. A., Kiritchkova, A. 2017. New data on the epidermal structure of the leaves of *Podozamites* Braun. – *Review of Palaeobotany and Palynology*, 238: 88–104. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2016.11.005>
- Pagoda, I. O., Pautov, A. A., Zelenskaya, M. S., Vlasov, D. Yu. 2015. Cork warts on leaves of *Gnetum* L. (Gnetaceae) and its phylloplane fungi. – *International Journal of Botany*, 11: 10–20. <https://doi.org/10.3923/ijb.2015.10.20>
- Pant, D. D. 1965. On the ontogeny of stomata and other homologous structures. – *Plant Sci. Ser.*, 1: 1–24.
- Rydin, C., Friis, E. M. 2010. A new Early Cretaceous relative of Gnetales: *Siphonospermum simplex* gen. et sp. nov. from the Yixian Formation of Northeast China. – *BMC Evolutionary Biology*, 10: 183. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-183>
- Shi, G., Herrera, F., Herendeen, P. S., Leslie, A. B., Ichinnorov, N., Takahashi, M., Crane, P. R. 2017. Leaves of *Podozamites* and *Pseudotorellia* from the Early Cretaceous of Mongolia: stomatal patterns and implications for relationships. – *Journal of Systematic Palaeontology*, 16(2): 111–137. <https://doi.org/10.1080/14772019.2016.1274343>
- Taylor, T. N., Taylor, E. L., Krings, M. 2009. *Paleobotany. The biology and evolution of fossil plants*. 2nd edition. New York: Elsevier, 1230 p.
- Thomas, H. H., Bancroft, N. 1913. On the cuticles of some recent and fossil Cycadean fronds. – *Transactions of the Linnean Society of London, 2nd Series, Botany*, 8(5): 155–204. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1913.tb00284.x>
- Wang, Z.-Q. 2004. A new Permian gnetalean cone as fossil evidence for supporting current molecular phylogeny. – *Annals of Botany*, 94: 281–288. <https://doi.org/10.1093/aob/mch138>
- Won, H., Renner, S. S. 2006. Dating dispersal and radiation in the gymnosperm *Gnetum* (Gnetales) – clock calibration when outgroup relationships are uncertain. – *Systematic Biology*, 55(4): 610–622. <https://doi.org/10.1080/10635150600812619>
- Yang, Y., Xie, L., Ferguson, D. K. 2017. Protognetales: a new gnetoid macrofossil family from the Jurassic of northeastern China. – *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 28: 67–77. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2017.08.001>

REFERENCES

- Arbicheva, A., Pautov, A., Saldaña, A. 2021. Water storage and transport in leaves of vesselless trees in the temperate rainforest of south-central Chile. – *Gayana Botanica*, 78: 141–155. <https://doi.org/10.4067/S0717-66432021000200141>
- Baranova, M. 1992. Principles of comparative stomatographic studies of flowering plants. – *The Botanical Review*, 58(1): 49–99. <https://doi.org/10.1007/BF02858543>
- Barykina, R. P., Veselova, T. D., Devyatov, A. G., Dzhililova, Kh. Kh., Il'ina, G. M., Churbatova, N. B. 2000. *Osnovy mikrotekhnicheskikh isskedovaniy v botanike. Spravochnoe rukovodstvo* [Principles of microtechnical research in botany. Reference Guide] Moscow: Izdatelstvo kafedry vysshikh rasteniy biologicheskogo fakul'teta Moskovskogo gosudarstvennogo universiteta, 127 p. (in Russian).
- Carmichael, J. S., Friedman, W. E. 1996. Double fertilization in *Gnetum gnemon* (Gnetaceae): its bearing on the evolution of sexual reproduction within the Gnetales and the anthophyte clade. – *American Journal of Botany*, 83(6): 767–780. <https://doi.org/10.1002/j.1537-2197.1996.tb12766.x>
- Crane, P. R. 1996. The Fossil History of the Gnetales. – *International Journal of Plant Sciences*, 157(6): 50–57. <https://doi.org/10.1086/297403>
- Doludenko, M. P., Svanidze, Ts. I. 1969. *Pozdneynurskaya flora Gruzii* [The Late Jurassic flora of Georgia]. Moscow: Nauka, 116 p. (in Russian).
- Donoghue, M. J., Doyle, J. A. 2000. Seed plant phylogeny: demise of the anthophyte hypothesis? – *Current Biology*, 10: 106–109. [https://doi.org/10.1016/S0960-9822\(00\)00304-3](https://doi.org/10.1016/S0960-9822(00)00304-3)
- Florin, R. 1931. Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Coniferales und Cordaitales I. – *Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens, Handlingar*, 10: 1–588.
- Florin, R. 1933. Studien über die Cycadales des Mesozoikums nebst Erörterungen über die Spaltöffnungsapparate der Bennettiales. – *Kongliga Svenska Vetenskaps-Akademiens, Handlingar*, 12: 1–134.
- Friedman, W. E. 1998. The evolution of double fertilization and endosperm: an “historical” perspective. – *Sex Plant Reproduction*, 11: 6–16. <https://doi.org/10.1007/s004970050114>

- Friis, E. M., Crane, P. R., Pedersen, K. R. 2019. *Chlamydospermous* seeds document the diversity and abundance of extinct Gnetalean relatives in Early Cretaceous vegetation. – International Journal of Plant Sciences, 180(7): 643–666. <https://doi.org/10.1086/704356>
- Haycraft, C. J., Carmichael, J. S. 2001. Development of sterile ovules on bisexual cones of *Gnetum gnemon* (Gnetaceae). – American Journal of Botany, 88: 1326–1330. <https://doi.org/10.2307/3558344>
- Kendall, M. J., Stewart, A. 1976. Multivariate statistical analysis and time series. M.: Nauka, 736 p. (in Russian).
- Kiritchkova, A. I., Nosova, N. V. B. 2012. Jurassic continental deposits of the Middle-Caspian Basin. Part 2: Facies, taphonomy, interregional correlations, flora (Pinophyta: Pteridospermae, Cycadales, Bennettitales, Ginkgoales, Czekanowskiales, Coniferales). St. Petersburg: VNIGRI. 338 p. (in Russian with English abstract).
- Krassilov, V. A., Bugdaeva, E. V. 1988. Gnetalean plants from the Jurassic of Ust-Balej, East Siberia. – Review of Palaeobotany and Palynology, 53: 359–374. [https://doi.org/10.1016/0034-6667\(88\)90040-1](https://doi.org/10.1016/0034-6667(88)90040-1)
- Mamaev, S. A. 1972. Forms of intraspecific variability of woody plants (on the example of Pinaceae in the Urals). M.: Nauka, 284 p. (in Russian).
- Nautiyal, D. D., Singh, S., Pant, D. D. 1976. Epidermal structure and ontogeny of stomata in *Gnetum gnemon*, *G. montanum* and *G. ula*. – Phytomorphology, 26(3): 282–296.
- Nosova, N., van Konijnenburg-van Cittert, J. H. A., Kiritchkova, A. 2017. New data on the epidermal structure of the leaves of *Podozamites* Braun. – Review of Palaeobotany and Palynology, 238: 88–104. <https://doi.org/10.1016/j.revpalbo.2016.11.005>
- Pagoda, I. O., Pautov, A. A., Zelenskaya, M. S., Vlasov, D. Yu. 2015. Cork warts on leaves of *Gnetum* L. (Gnetaceae) and its phylloplane fungi. – International Journal of Botany, 11:10–20. <https://doi.org/10.3923/ijb.2015.10.20>
- Pant, D. D. 1965. On the ontogeny of stomata and other homologous structures. – Plant Sci. Ser., 1:1–24.
- Pautov, A. A. 2009. Zakonomernosti filomorfogenesa vegetativnykh organov rasteniy [Phylomorphogenesis patterns of the plant vegetative organs]. Saint Petersburg: SpBGU, 219 p. (in Russian with English abstract).
- Pautov, A. A., Pagoda, I. O., Krylova, Ye. G. 2012. The leaf structure of *Gnetum gnemon* (Gnetaceae). – Botanicheskiy zhurnal, 97(12): 1497–1505. (in Russian with English abstract).
- Pautov, A. A., Pagoda, I. O. 2013. The distribution of aborted stomata in the leaf blade epidermis *Gnetum gnemon* (Gnetaceae). – Vestnik Sankt-Peterburgskogo Universiteta, 3(4): 26–33. (in Russian with English abstract).
- Pautov, A. A., Pagoda, I. O. 2014. Growth and development of leaf in *Gnetum gnemon* (Gnetaceae). – Botanicheskiy zhurnal, 99(9): 1010–1015. (in Russian with English abstract).
- Pautov, A. A., Pagoda, I. O. 2015. Structural diversity of the leaf epidermis in the genus *Gnetum* (Gnetaceae). – Botanicheskiy zhurnal, 100(2): 171–177. (in Russian with English abstract).
- Pautov, A. A., Vasilieva, V. A. 2010. Role of the epidermis basic cells shape in leaf morphogenesis of Hamamelidaceae representatives. – Botanicheskiy zhurnal, 95(3): 338–347. (in Russian with English abstract).
- Rydin, C., Friis, E. M. 2010. A new Early Cretaceous relative of Gnetales: *Siphonospermum simplex* gen. et sp. nov. from the Yixian Formation of Northeast China. – BMC Evolutionary Biology, 10: 183. <https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-183>
- Shi, G., Herrera, F., Herendeen, P. S., Leslie, A. B., Ichinnorov, N., Takahashi, M., Crane, P. R. 2017. Leaves of *Podozamites* and *Pseudotorellia* from the Early Cretaceous of Mongolia: stomatal patterns and implications for relationships – Journal of Systematic Palaeontology, 16(2): 111–137. <https://doi.org/10.1080/14772019.2016.1274343>
- Taylor, T. N., Taylor, E. L., Krings, M. 2009. Paleobotany. The biology and evolution of fossil plants. 2ed edition. New York: Elsevier. 1230 p.
- Thomas, H. H., Bancroft, N. 1913. On the cuticles of some recent and fossil Cycadean fronds. – Transactions of the Linnean Society of London, 2nd Series, Botany, 8(5): 155–204. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.1913.tb00284.x>
- Vasiliev, B. R. 1988. Stroenie lista drevestnykh rasteniy razlichnykh klimaticheskikh zon [Leaf structure of woody plants of various climatic zones]. Leningrad: LGU, 208 p. (in Russian).
- Wang, Z.-Q. 2004. A new Permian gnetalean cone as fossil evidence for supporting current molecular phylogeny. – Annals of Botany, 94: 281–288. <https://doi.org/10.1093/aob/mch138>

- Won, H., Renner, S. S. 2006. Dating dispersal and radiation in the gymnosperm Gnetum (Gnetales) – clock calibration when outgroup relationships are uncertain. – *Systematic Biology*, 55(4): 610–622. <https://doi.org/10.1080/10635150600812619>
- Yang, Y., Xie, L., Ferguson, D. K. 2017. Protognetales: a new gnetoid macrofossil family from the Jurassic of northeastern China. – *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 28: 67–77. <https://doi.org/10.1016/j.ppees.2017.08.001>
- Zakharevich, S. F. 1954. K metodike opisaniya epidermisa lista [About the method of description an epidermis of the leaf]. – *Vestnik Leningradskogo Universiteta*, ser. 3, Biologia, 4: 65–75. (in Russian).

ТАБЛИЦА I

1–4 – *Gnetum gnemon* L.: 1 – лист; 2 – верхняя эпидерма, СМ; 3 – нижняя эпидерма с дифференцированным (s) и абортированным (as), СЭМ, вид снаружи; 4 – нижняя эпидермы с устьицами (s), СЭМ, вид снаружи.

5–7 – *Gnetum gracilipes* C.Y. Cheng: 5 – лист; 6 – верхняя эпидерма, СМ; 7 – нижняя эпидерма с дифференцированными (s) и абортированными устьицами (as), СМ.

Длина линейки: 1, 5 – 1 см; 2, 4, 6, 7 – 50 мкм; 3 – 10 мкм.

PLATE I

1–4 – *Gnetum gnemon* L.: 1 – leaf; 2 – upper epidermis, LM; 3 – lower epidermis with differentiated (s) and aborted (as) stomata, SEM, outside view; 4 – lower epidermis with stomata, SEM, outside view.

5–7 – *Gnetum gracilipes* C.Y. Cheng: 5 – leaf; 6 – upper epidermis, SM; 7 – lower epidermis with differentiated (s) and aborted stomata (as), LM.

Scale bar: 1, 5 – 1 cm; 2, 4, 6, 7 – 50 μm ; 3 – 10 μm .

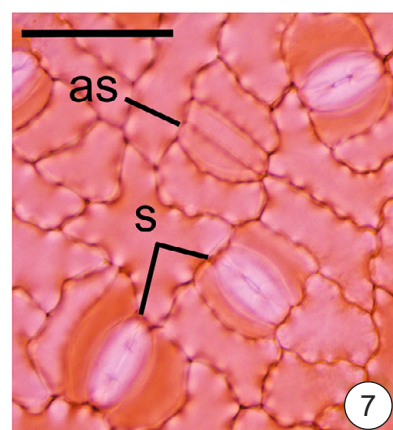
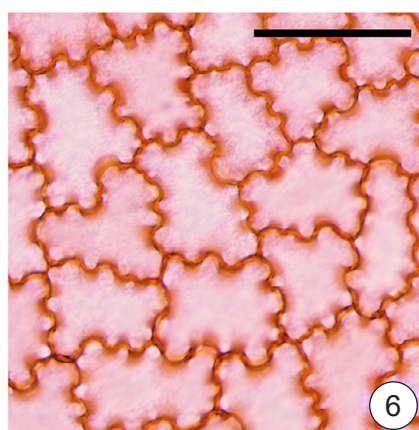
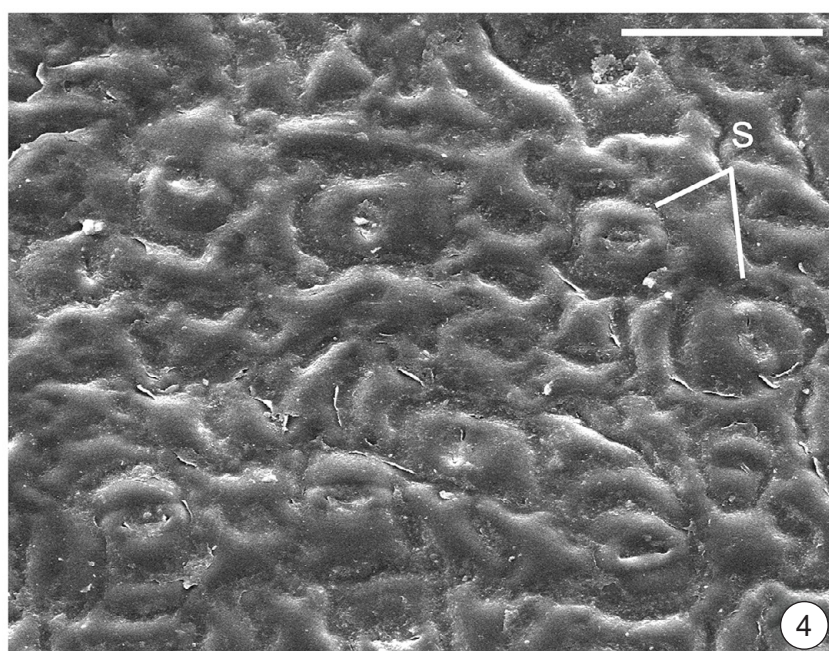
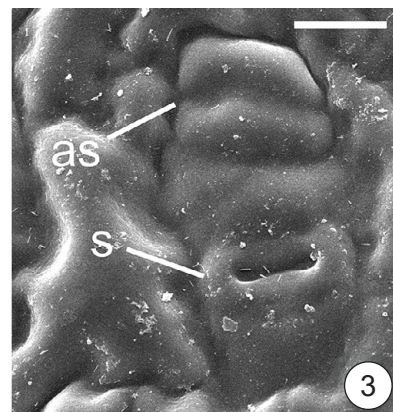
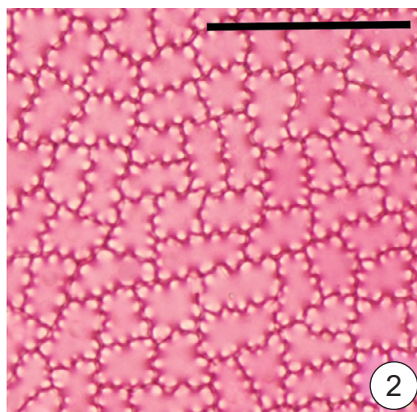


ТАБЛИЦА II

1–3 – *Gnetum latifolium* Blume: 1 – лист; 2 – верхняя эпидерма, СМ; 3 – нижняя эпидерма с дифференцированными (s) и абортированными (as) устьицами, СМ.

4–7 – *Gnetum montanum* Markgr.: 4 – лист; 5 – верхняя эпидерма, СМ; 6 – устьице на нижней эпидерме, СЭМ; 7 – нижняя эпидерма с устьицами (s), СЭМ.

Длина линейки: 1, 4 – 1 см; 2, 3, 5 – 50 мкм; 6 – 10 мкм; 7 – 30 мкм.

PLATE II

1–3 – *Gnetum latifolium* Blume: 1 – leaf; 2 – upper epidermis, LM; 3 – lower epidermis with differentiated (s) and aborted (as) stomata, LM.

4–7 – *Gnetum montanum* Markgr.: 4 – leaf; 5 – upper epidermis, LM; 6 – stoma at the lower epidermis, SEM, outside view; 7 – lower epidermis with stomata (s), SEM, outside view.

Длина линейки: 1, 4 – 1 cm; 2, 3, 5 – 50 μm ; 6 – 10 μm ; 7 – 30 μm .

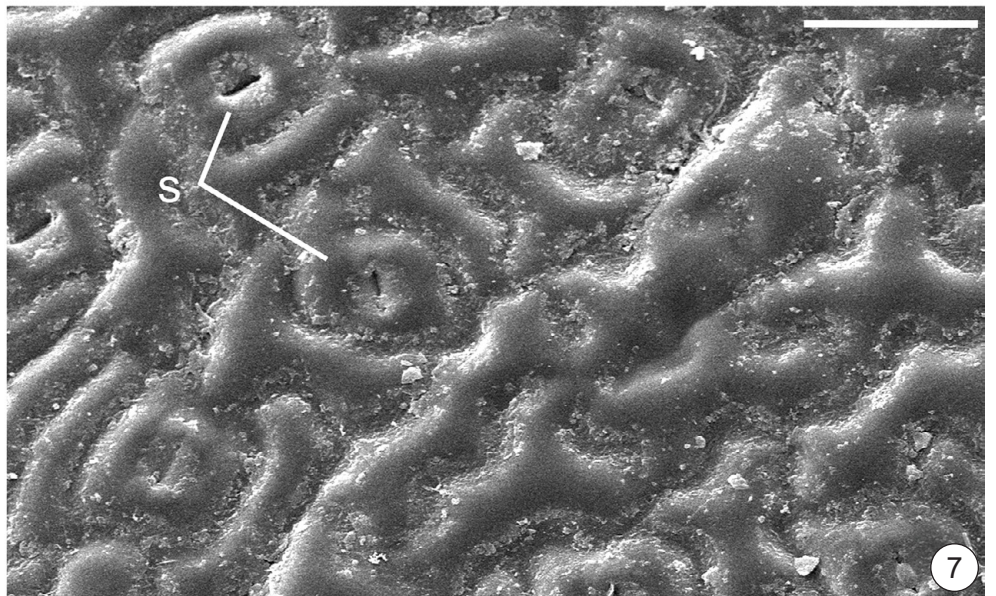
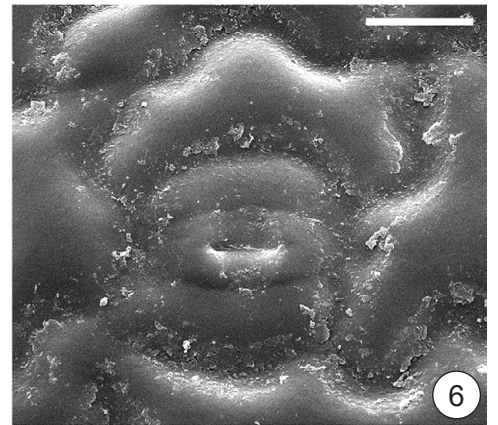
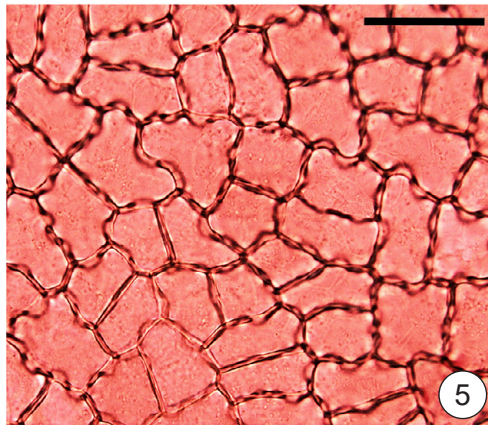
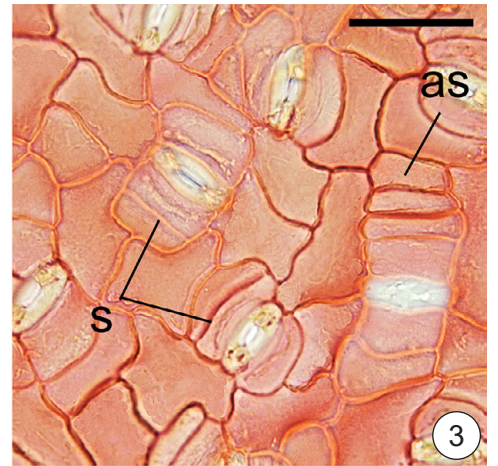
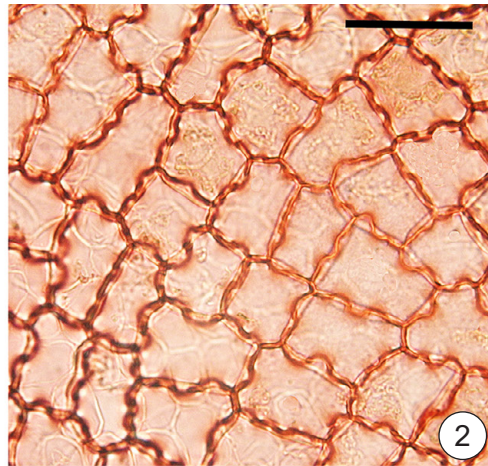


ТАБЛИЦА III

1–7 – *Nilssoniopteris angustifolia* Doludenko: 1 – фрагмент листовой пластинки, экз. БИН 1073/1560; 2 – верхняя эпидерма, СЭМ, вид изнутри, экз. БИН 1073/1538; 3 – нижняя эпидерма с папиллами (p), СЭМ, вид снаружи, экз. БИН 1073/1538; 4 – нижняя эпидерма с папиллами (p), СМ, экз. БИН 1073/1538; 5 – нижняя эпидерма с устьицами (s), СЭМ, вид изнутри, экз. БИН 1073/1564; 6 – нижняя эпидерма с устьицами, СМ, экз. БИН 1073/1536; 7 – устьице, СЭМ, вид изнутри, экз. БИН 1073/1560.

Длина линейки: 1 – 1 см; 2 – 20 мкм; 3, 4, 6 – 50 мкм; 5 – 100 мкм; 7 – 10 мкм.

PLATE III

1–7 – *Nilssoniopteris angustifolia* Doludenko: 1 – fragment of leaf blade, spec. BIN 1073/1560; 2 – upper epidermis, SEM, inside view, spec. BIN 1073/1538; 3 – lower epidermis with papillae (p), SEM, outside view, spec. BIN 1073/1538; 4 – lower epidermis with papillae (p), LM, spec. BIN 1073/1538; 5 – lower epidermis with stomata (s), SEM, inside view, spec. BIN 1073/1564; 6 – lower epidermis with stomata (s), LM, spec. BIN 1073/1536; 7 – stoma, SEM, inside view, spec. BIN 1073/1560.

Scale bar: 1 – 1 cm; 2 – 20 μm ; 3, 4, 6 – 50 μm ; 5 – 100 μm ; 7 – 10 μm .

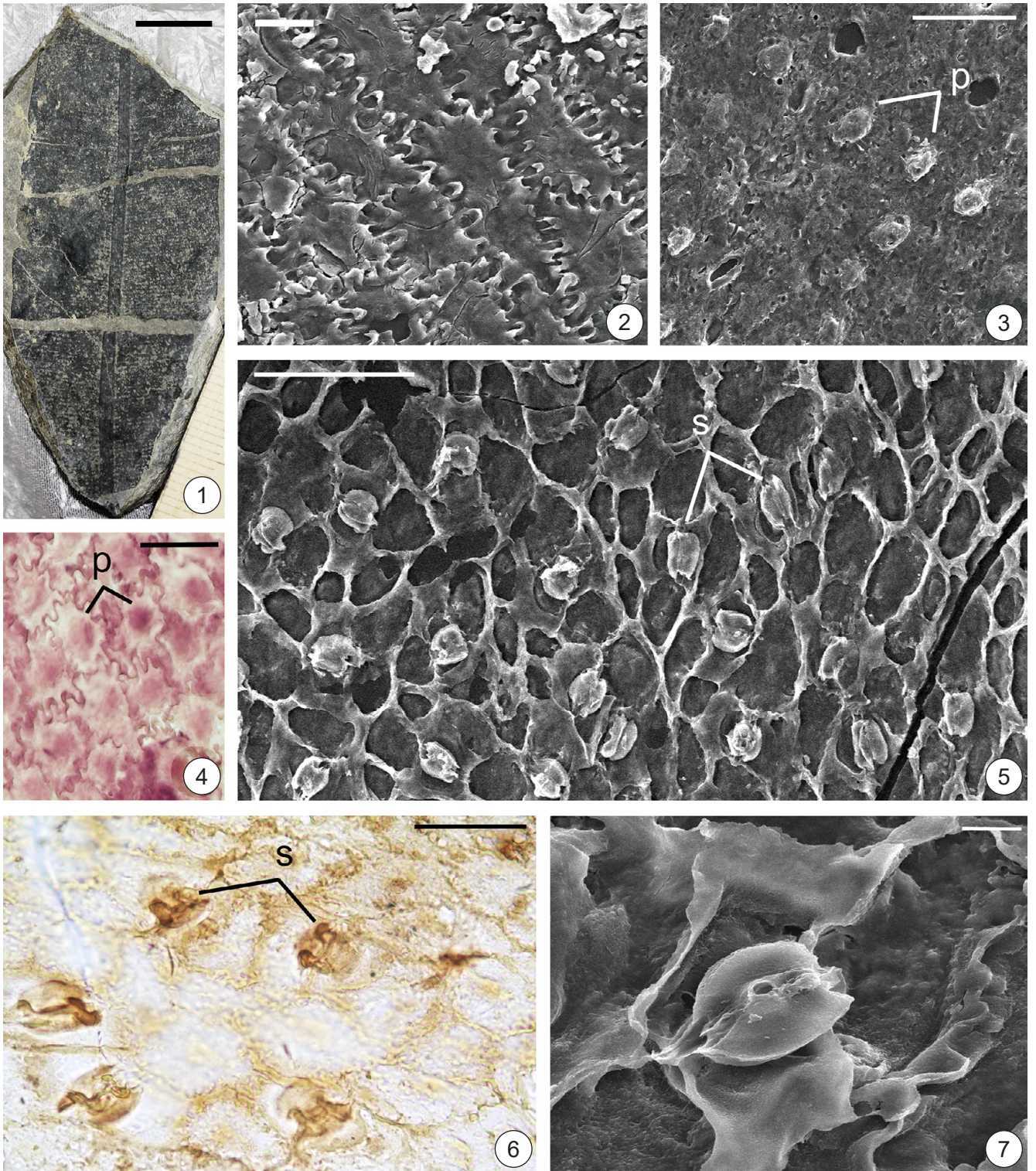


ТАБЛИЦА IV

1–7 – *Nilssoniopteris longifolia* Doludenko: 1 – фрагмент листовой пластинки, экз. БИН 1073/1562; 2 – верхняя эпидерма, СЭМ, вид изнутри, экз. БИН 1073/1525; 3 – нижняя эпидерма с устьичными полосами, СМ, экз. БИН 1073/1528; 4 – нижняя эпидерма с устьицами (s) и основанием волоска (h), СМ, экз. БИН 1073/1527; 5 – нижняя эпидерма, основание волоска, СЭМ, вид снаружи, экз. БИН 1073/1530; 6 – нижняя эпидерма с устьицами, СЭМ, вид изнутри, экз. БИН 1073/1509; 7 – устьице, СЭМ, вид изнутри, экз. БИН 1073/1520.

Длина линейки: 1 – 1 см; 2, 5 – 10 мкм; 3 – 200 мкм; 4 – 50 мкм; 6, 7 – 20 мкм.

PLATE IV

1–7 – *Nilssoniopteris longifolia* Doludenko: 1 – fragment of leaf blade, spec. BIN 1073/1562; 2 – upper epidermis, SEM, inside view, spec. BIN 1073/1525; 3 – lower epidermis with costal and intercostal zones, spec. LM, BIN 1073/1528; 4 – lower epidermis with stomata (s) and trichome base (h), LM, spec. BIN 1073/1527; 5 – lower epidermis with trichome base, SEM, outside view, spec. BIN 1073/1530; 6 – lower epidermis with stomata, SEM, inside view, spec. BIN 1073/1509; 7 – stoma, SEM, inside view, spec. BIN 1073/1520.

Scale bar: 1 – 1 cm; 2, 5 – 10 μm ; 3 – 200 μm ; 4 – 50 μm ; 6, 7 – 20 μm .

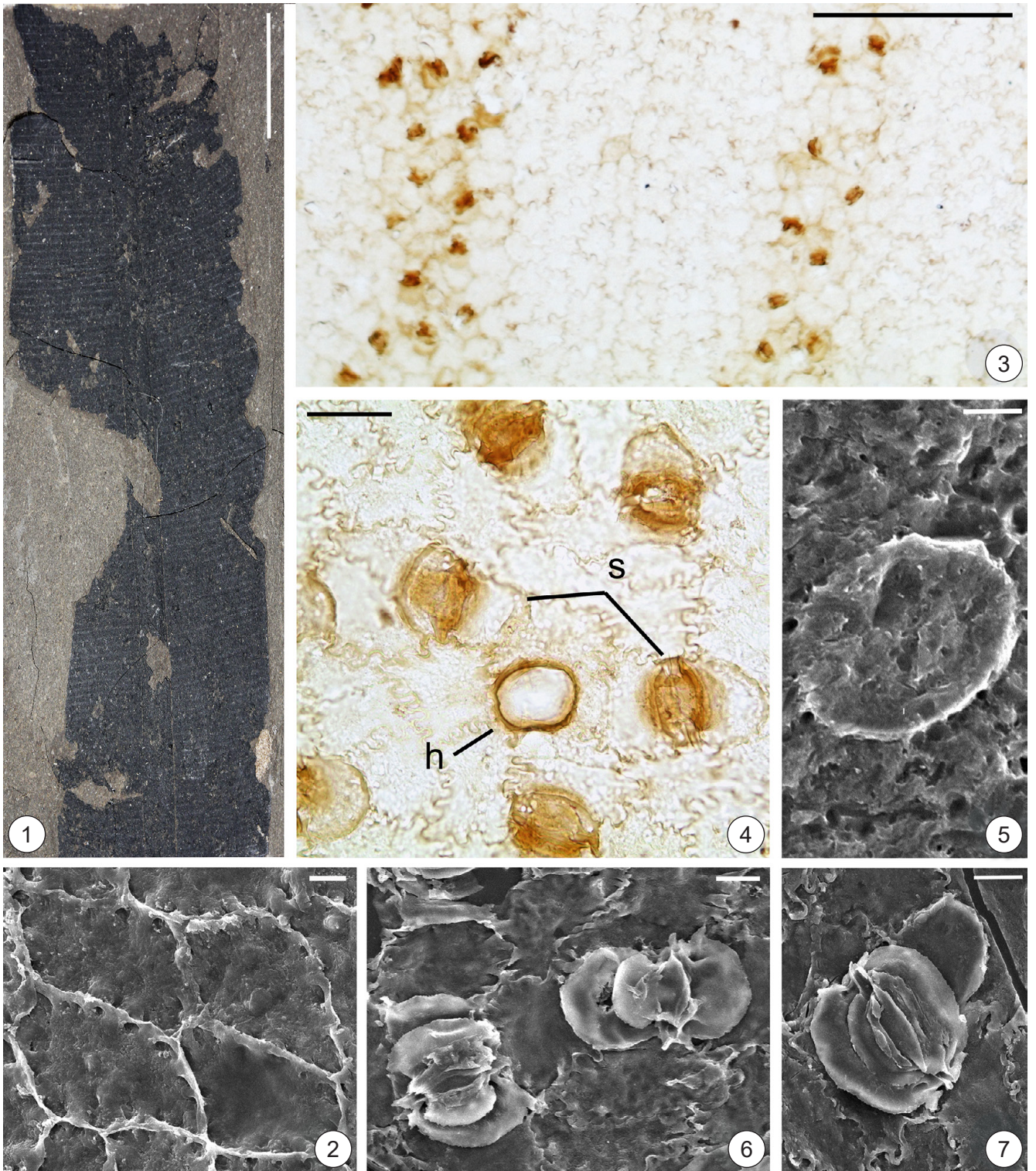


ТАБЛИЦА V

1–6 – *Ptilophyllum caucasicum* Doludenko: 1 – фрагмент листовой пластинки с сегментами, экз. БИН 1073/1573; 2 – верхняя эпидерма, СЭМ, вид изнутри, экз. БИН 1073/1639; 3 – нижняя эпидерма с устьицами (s) и папиллами (p), вид снаружи, экз. БИН 1073/1619 (СЭМ); 4 – устьице и папилла (p), СЭМ, вид снаружи, экз. БИН 1073/1573; 5 – нижняя эпидерма с устьичными и безустьичными полосами, СМ, экз. БИН 1073/1608; 6 – нижняя эпидерма, устьице и основные клетки с углублениями от папилл (p), СЭМ, вид изнутри, экз. БИН 1073/1683.

Длина линейки: 1 – 1 см; 2, 4, 6 – 20 мкм; 3 – 50 мкм; 5 – 200 мкм.

PLATE V

1–6 – *Ptilophyllum caucasicum* Doludenko: 1 – fragment of leaf blade with segments, spec. BIN 1073/1600; 2 – upper epidermis, SEM, inside view, spec. BIN 1073/1568; 3 – lower epidermis with stomata (s) and papillae (p), SEM, outside view, spec. BIN 1073/1584; 4 – stoma and papilla (p), SEM, outside view, spec. BIN 1073/1584; 5 – lower epidermis with costal and intercostal zones, LM, spec. BIN 1073/1635; 6 – stoma and an epidermal cells with cavities from papillae (p), SEM, inside view, spec. BIN 1073/1607.

Scale bar: 1 – 1 cm; 2, 4, 6 – 20 μm ; 3 – 50 μm ; 5 – 200 μm .

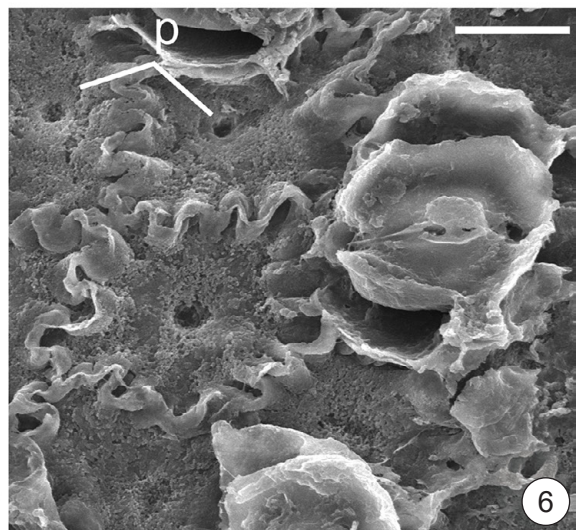
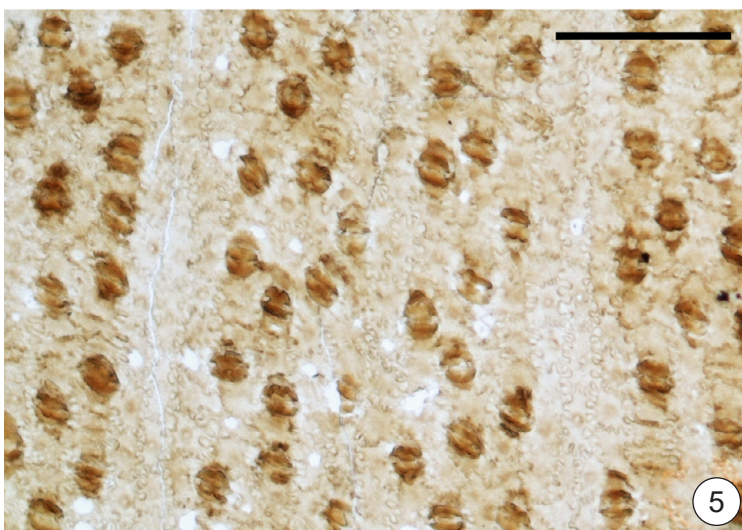
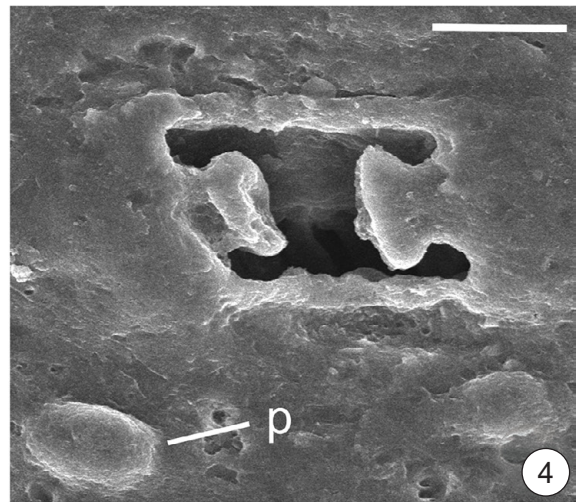
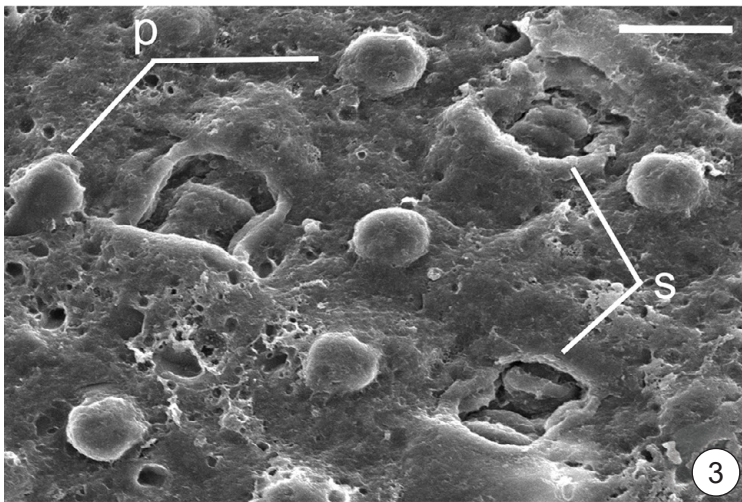
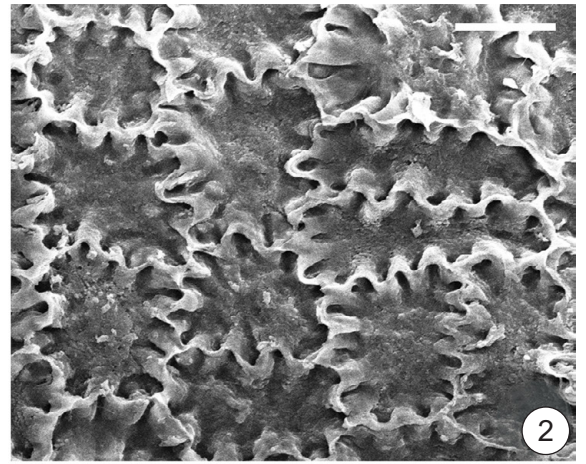
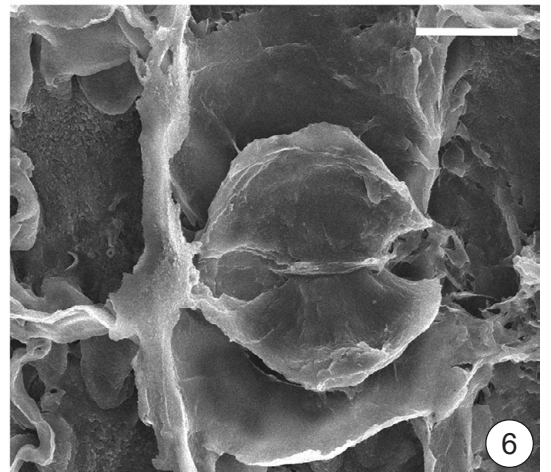
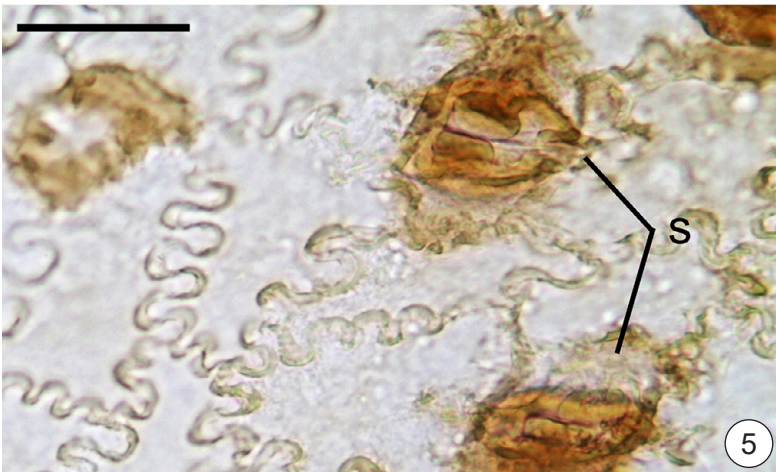
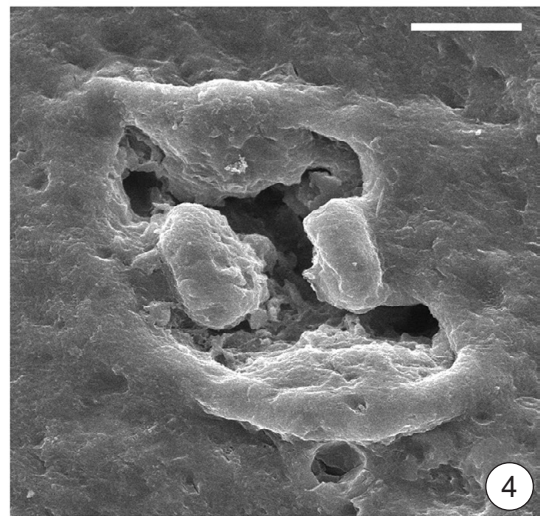
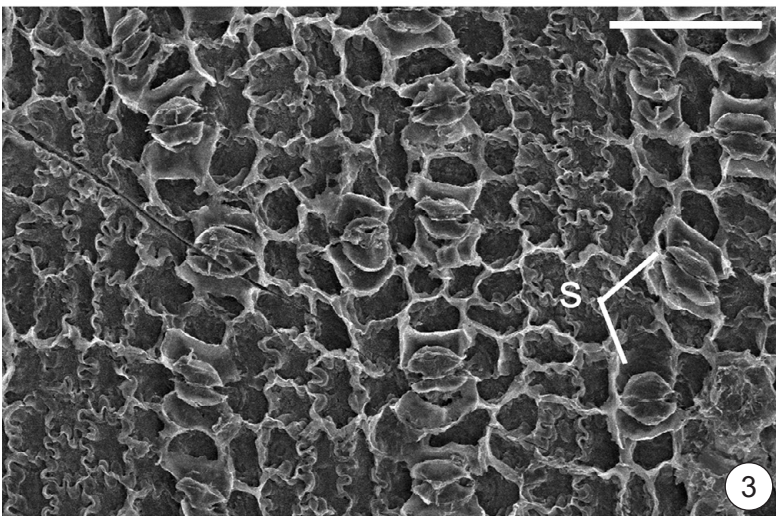
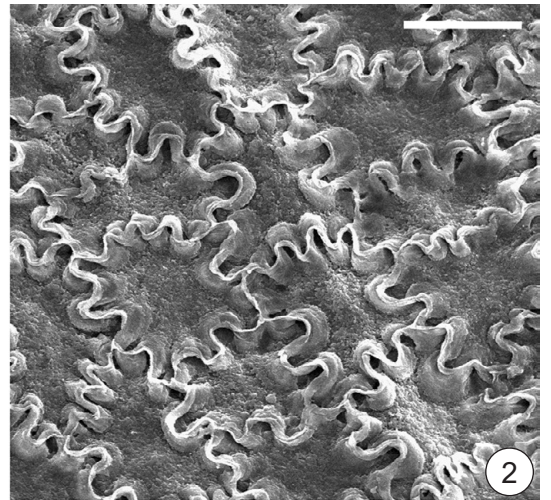


ТАБЛИЦА VI

1–6 – *Ptilophyllum* sp.: 1 – фрагмент листовой пластинки с сегментами, экз. БИН 1073/1600; 2 – верхняя эпидерма, СЭМ, вид изнутри, экз. БИН 1073/1568; 3 – нижняя эпидерма с устьичными и безустьичными полосами, СЭМ, вид изнутри, экз. БИН 1073/1584; 4 – нижняя эпидерма, устьице, СЭМ, вид снаружи, экз. БИН 1073/1584; 5 – нижняя эпидерма с устьицами (s), СМ, экз. БИН 1073/1635; 6 – нижняя эпидерма, устьице, СЭМ, вид изнутри, экз. БИН 1073/1607.
Длина линейки: 1 – 1 см; 2, 4, 6 – 20 мкм; 3 – 100 мкм; 5 – 50 мкм.

PLATE VI

1–6 – *Ptilophyllum* sp.: 1 – fragment of leaf blade with segments, spec. BIN 1073/1573; 2 – upper epidermis, SEM, inside view, spec. BIN 1073/1639; 3 – lower epidermis with costal and intercostal zones, SEM, inside view, spec. BIN 1073/1619; 4 – lower epidermis, stoma, SEM, outside view, spec. BIN 1073/1573; 5 – lower epidermis with stomata (s), LM, spec. BIN 1073/1608; 6 – lower epidermis, stoma, SEM, inside view, spec. BIN 1073/1683.
Scale bar: 1 – 1 cm; 2, 4, 6 – 20 μm ; 3 – 100 μm ; 5 – 50 μm .



**EAST ASIAN-EASTERN NORTH AMERICAN DISJUNCTION
IN THE *ONOCLEA SENSIBILIS* SPECIES COMPLEX:
VICARIANCE OR PERIPATRY?**

K. Berry

Science Department, Hoehne Re-3 School District, Hoehne, CO, U.S.A., keith.berry@hoehnesd.org

**ВОСТОЧНО-АЗИАТСКАЯ – ВОСТОЧНО-СЕВЕРОАМЕРИКАНСКАЯ
ДИЗЪЮНКЦИЯ В ВИДОВОМ КОМПЛЕКСЕ *ONOCLEA SENSIBILIS*:
ВИКАРИАНТНОСТЬ ИЛИ ПЕРИПАТРИЯ?**

К. Бэрри

Департамент науки, Школьный округ Хёне Ре-3, Хёне, Колорадо, США, keith.berry@hoehnesd.org

Abstract. Disjunction between East Asian and eastern North American plants has been recognized since the time of Darwin. Although there is considerable evidence for congruent vicariance associated with late Neogene/Quaternary cooling among angiosperms, similar studies among specific fern families (e.g., Osmundaceae Martinov) have appeared incongruous with this pattern. Pteridologists continue to debate whether long-distance dispersal of wind-blown spores could have produced intercontinental disjunctions among ferns. To date, however, state-of-the-art historical biogeographical approaches have not been applied to this problem. In this investigation, multiple chloroplast gene (*rbcL*, *atpA*, *atpB*, and *matK*) sequences for ferns in the family Onocleaceae Pic. Serm. are drawn from GenBank, including those from the recently sequenced chloroplast genome of the East Asian fern *O. sensibilis* L. var. *interrupta* Maxim., and used to create molecular phylogenies using Bayesian (BEAUTi and BEAST) techniques. Using contemporary approaches for relaxed molecular clock divergence time estimation with fossil calibration, divergence time estimates for East Asian and eastern North American populations in the *Onoclea sensibilis* species complex are consistently reconstructed as the Pliocene (ca. 5 – 3.4 Ma), and the best-fitting historical biogeographic model is a DIVA-like (exclusively vicariant) model using BIOGEOBEARS in RASP4, with a low probability of peripatry. Accordingly, these molecular and fossil data appear congruent with the pattern observed among angiosperms, despite the propensity for long-distance dispersal of wind-blown spores in pteridophytes. The lack of evidence for peripatry in this lineage may be related to the presence of short-lived green spores in onocleoid ferns; however, this hypothesis requires further investigation.

Keywords: ferns, biogeography, *Onoclea sensibilis*, vicariance, peripatry, disjunction.

INTRODUCTION

Beginning with Asa Gray (1859, 1878), numerous botanists have puzzled over the pattern of disjunction between East Asian and eastern North American floras (Li, 1952; Barrington, 1993; Kato, 1993; Xiang et al., 2000; Wolf et al., 2001; Moran, 2008; Xiang et al., 2015; Li et al., 2016). Using ribulose 1, 5-biphosphate carboxylase/oxygenase large subunit (*rbcL*) gene sequences for reconstruction of angiosperm phylogeny and molecular clock divergence time estimation coupled with fossil calibration, Xiang et al. (2000) concluded that congruent vicariance associated with climatic cooling during the late Neogene and Quaternary was the best explanation for disjunction between East Asian and eastern North American angiosperms. Among those ferns first described by Gray (1859) as exhibiting an East Asian-eastern North American disjunction were varieties of *Osmunda cinnamomea* L. and *Onoclea sensibilis* L. (Li, 1952). Although it is postulated that climatic cooling during the late Neogene and Quaternary was also responsible for vicariance in *O. sensibilis*, long-distance dispersal by wind-blown spores has not yet been ruled out (Barrington, 1993; Kato, 1993; Wolf et al., 2001; Xiang et al., 2015). Moreover, preliminary investigations within specific fern clades, such as Osmundaceae Martinov, using similar *rbcL* and fossil evidence have suggested that the East Asian-eastern North American disjunctions in *O. cinnamomea* and *O. claytoniana* L. (syn. *Claytosmunda claytoniana* (L.) Metzgar et Rouhan) were incongruent with the pattern observed among angiosperm

lineages, as separate episodes of evolutionary divergence coupled with biogeographic disjunction have been dated to the Paleogene rather than the late Neogene/Quaternary: 35 Ma (Eocene) and 25 Ma (Oligocene), respectively (Yatabe et al., 1999). Furthermore, intercontinental disjunctions among fern species are frequently explained by long-distance dispersal of wind-blown spores rather than by vicariance (Wolf et al., 2001; Sessa et al., 2017).

The chloroplast genome of East Asian *Onoclea sensibilis* var. *interrupta* Maxim. was recently sequenced by Du et al. (2021). Therefore, it is now possible to more accurately test the vicariance hypothesis in the *O. sensibilis* species complex using a variety of chloroplast genes coupled with fossil calibration on relaxed molecular clock divergence time estimates. In this investigation, the fossil record of *O. sensibilis* is compared to this chloroplast gene-based phylogeny and subjected to Biogeography with Bayesian (and likelihood) Evolutionary Analysis in R Scripts (BIOGEOBEARS; Matzke, 2014) in Reconstruct Ancestral State in Phylogenies v. 4 (RASP4; Yu et al., 2020) to determine the best-fitting historical biogeographic model, either vicariance or peripatry following the procedures outlined by Matzke (2014) (see also Sessa et al., 2017).

MATERIAL AND METHODS

Multiple chloroplast gene sequences, including *rbcL*, ATP synthase alpha and beta chains (*atpA*, *atpB*), and maturase K (*matK*), were drawn from GenBank to form a concatenated dataset. Sequences were aligned using Muscle v. 3.8.31 (Edgar, 2004) and subsequently manually checked for alignment. GenBank-to-Tree Analysis Using New Technology (GB-to-TNT; Goloboff et al., 2012, 2016) was used to create FASTA files, which were uploaded into Bayesian Evolutionary Analysis Utility (BEAUTi) and Bayesian Evolutionary Analysis Sampling Trees (BEAST), v. 2.6.5 (Bouckaert et al., 2019). In accordance with contemporary studies of so-called “living fossils” of ferns and other vascular plants, such as Wood et al. (2020) and Du et al. (2021), the following priors were established in BEAUTi: a lognormal relaxed molecular clock with GTR + I + G model of nucleotide substitution with four rate categories and a birth-death speciation prior. As in the recent study on fern phylogeny by Du et al. (2021), a log normal age distribution of the stem node of *Onoclea* was set at 56 Ma (late Paleocene), the age of the oldest, best preserved fossils attributed to the *O. sensibilis* lineage (Rothwell, Stockey, 1991). As there are different opinions regarding the first appearance of the *O. sensibilis* lineage, however, a separate analysis was run with an offset of 83.6 Ma (the Santonian/Campanian boundary), when fossils attributed to *O. sensibilis* first appear in both the fossil record of North America and Asia (Lloyd, 1971; Vakhrameev, 1991). Following a few preliminary runs with an MCMC chain length of 10,000,000 (10% burn-in), TRACER v. 1.7.2 (Rambaut, 2018) was used to refine the analysis and to evaluate convergence. For the final analyses, MCMC chain lengths of 20,000,000 (10% burn-in) were used, as convergence was observed.

Following specification of these priors in BEAUTi, BEAST was run, and two maximum clade credibility trees (one for each stem age prior) were reconstructed using TreeAnnotator v. 2.6.4 (Rambaut, Drummond, 2021). Upon reviewing the results in Tracer v. 1.7.2 to confirm convergence, a burn-in of 50% of the trees with a posterior probability of 0.95 was selected along with node heights. Although a less stringent criterion for maximum clade credibility construction could have been selected on the basis of Tracer results, this more stringent criterion ensured that only trees with convergent results were considered in construction of the maximum clade credibility tree. Maximum clade credibility trees were analyzed using TreeView v. 1.4.4. (Rambaut, 2018), and node labels and the 95% highest posterior density (HPD) intervals were applied to the nodes. Continental distributions for terminal taxa were coded as follows: (A) North America, (B) Europe, and (C) Asia.

BEAST trees were uploaded into the program RASP4 (Yu et al., 2010, 2015, 2020) to use BIOGEOBEARS (Matzke, 2014) to find the best-fitting historical biogeographic model. This was done by following procedures outlined by Matzke (2014) and Sessa et al. (2017), such as by selecting the model with the highest weight for the Akaike Information Criterion for small samples (AICc) and by conducting a Likelihood Ratio Test (LRT) for determining whether the null hypothesis that historical biogeographic models that are exclusively vicariant (e.g., DIVA-like) or peripatry-accommodating (e.g., DIVA-like + J) conferred equal likelihoods on the data.

Morphological characters were mapped to the molecular phylogeny generated in this study using parsimony in Mesquite v. 3.61 (Maddison, Maddison, 2008). Morphological character states were drawn from Gastony and Ungerer (1997) and Xing and Kato (2013) and verified by comparison with specimens in the United States National Herbarium (USNH), Pteridophyte Collections Consortium (PCC), and

the study conducted by Rothwell and Stockey (1991) on fossils attributed to *O. sensibilis* from the early Paleogene.

DATA AND RESULTS

Regardless of whether a 56 Ma (late Paleocene) age prior or an 83.6 Ma (early Campanian) age prior was used for stem *Onoclea*, BEAST trees converged on a crown node age from slightly less than ~3.5 Ma (mid to late Pliocene) (ESS > 1,000) to an age of ~5 Ma (early Pliocene) (ESS > 1,000), respectively (Fig. 1). According to BIOGEOBEARS (Fig. 2), the best-fitting model was the DIVA-like (exclusively vicariant) model (AICc = 0.53), as opposed to DIVA-like + J (peripatry-accommodating) model (AICc = 0.005) and other models, such as Dispersal-Extinction Cladogenesis (DEC) and DEC + J models. As the test statistic for the Likelihood Ratio Test (LRT) was 0.73 and the p-value 0.39, however, these values were insufficient to reject the null hypothesis that the DIVA-like (exclusively vicariant) and DIVA-like + J (peripatry-accommodating) models conferred equal likelihoods on the data. With regard to the *O. sensibilis* crown node, however, the probability of vicariance being responsible for the East Asian-eastern North American disjunction in *O. sensibilis* was high in both the DIVA-like and DIVA-like + J models (P = 1 and P = 0.92, respectively, with an average P = 0.96). Accordingly, vicariance is more likely than peripatry to have been responsible for divergence between *O. sensibilis* and *O. sensibilis* var. *interrupta*.

Mapping morphological characters to the molecular phylogeny revealed that *O. sensibilis* var. *interrupta* evolved fertile pinnae nearly equal to length to sterile pinnae independently of the outgroup taxon, *Pentarhizidium orientale* (Hook.) Hayata. These patterns of character evolution are illustrated in Figure 3. The best preserved fossils of *O. sensibilis* from western North America exhibit fertile pinnae much shorter than the sterile pinnae, which is reconstructed as plesiomorphic for the *O. sensibilis* lineage.

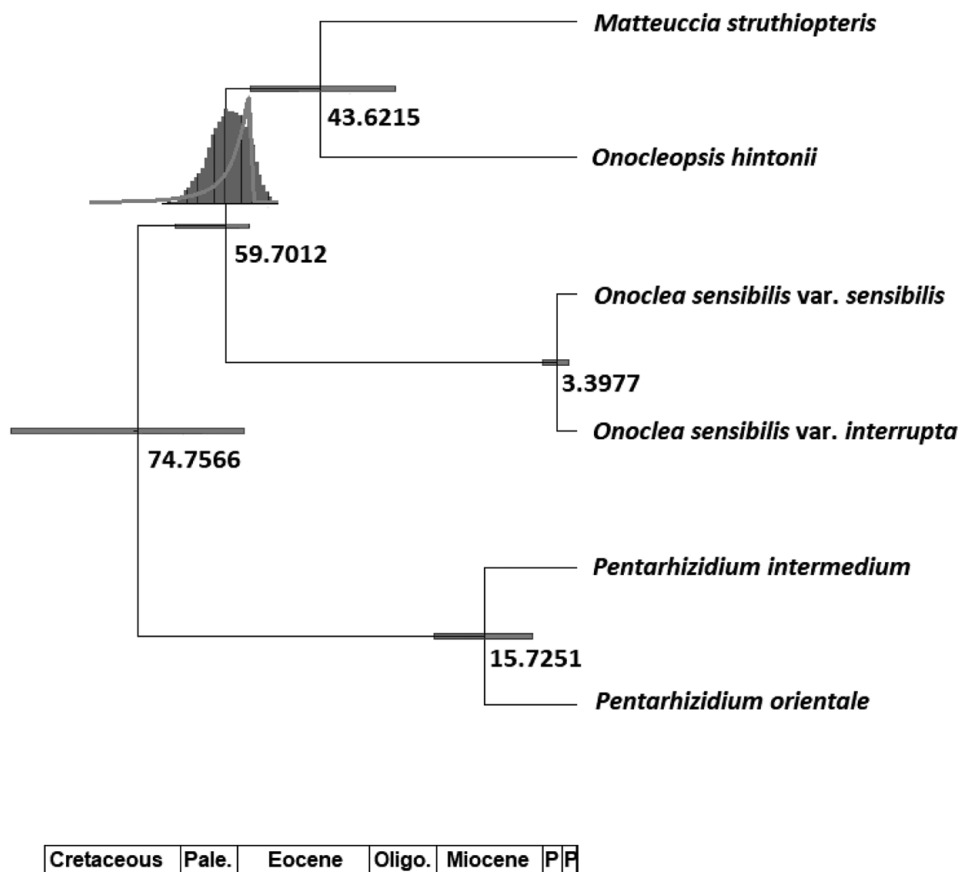


Figure 1. Chloroplast gene-based phylogeny with divergence time estimates mapped to nodes. Note prior and posterior age distribution for the stem node of *Onoclea sensibilis*, which was estimated to be 56 Ma on the basis of well-preserved *O. sensibilis* fossils (Rothwell, Stockey, 1991; Du et al. 2021). Divergence time estimates were calibrated with fossils described in the text, such as the best preserved *O. sensibilis* fossils used to calibrate the stem node (probability distribution), as in Du et al. (2021), and the youngest *O. sensibilis* fossils from the vicinity of Beringia (Wolfe, Tanai, 1980; Fletcher et al., 2021).

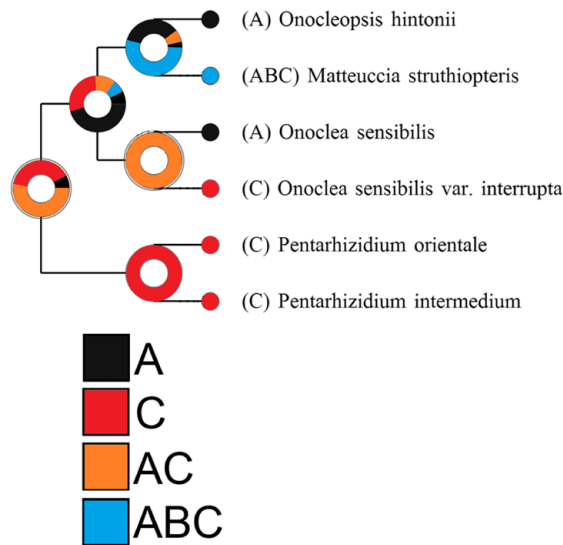


Figure 2. Results of the best-fitting historical biogeographic model based on results from BIOGEOBEARS in RASP4. Vicariance between *O. sensibilis* and *O. sensibilis* var. *interrupta* is reconstructed as having occurred during the Pliocene (Fig. 1).

DISCUSSION

Although it is widely accepted that vicariance associated with climatic cooling during the late Neogene and Quaternary was responsible for the East Asian-eastern North American disjunction among angiosperms on the basis of combined molecular and fossil datasets (Xiang et al., 2000), this hypothesis has garnered less support among pteridologists on the basis of divergence time estimates in Osmundaceae, as disjunction in *O. cinnamomea* and *O. claytoniana* has been dated to the Paleogene rather than the Neogene/Quaternary (Yatabe et al., 1999). Considering that East Asian-eastern North American disjunction in *O. cinnamomea* was among the first examples identified by Gray (1859, 1878), the observation that evolutionary divergence in this lineage has not been dated to the same period as the angiosperms leads one to question whether the causes of disjunction among ferns and angiosperms are ascribable to the same phenomena. This is particularly the case given the fact that pteridophytes demonstrate a propensity for long-distance dispersal of wind-blown spores (Wolf et al., 2001).

The results of this investigation lend support to the concept that climatic cooling associated with vicariance contributed to the pattern of East Asian-eastern North American disjunction observed in the *Onoclea sensibilis* species complex, another example first identified by Gray (1859, 1878). Fossil evidence, which was not incorporated into the BEAUTi and BEAST prior specifications, lend additional support to this hypothesis. First, fossils of *O. sensibilis* are known from mid-Miocene strata in the vicinity of Beringia, but not from the Miocene/Pliocene boundary strata from the same region (Wolfe, Tanai, 1980; Fletcher et al., 2021). Second, fossils attributed to *O. sensibilis* var. *interrupta* are recognized from the Pleistocene of Japan (Yamakawa, Konishi, 2013). Therefore, the fossil record appears to bolster the results of this investigation, which suggests divergence in the *O. sensibilis* species complex occurred near the Miocene/Pliocene transition, when *O. sensibilis* was either scarce or absent from the vicinity of Beringia (Figs. 1, 3), the terrestrial connection between East Asia and North America. Both ~5 Ma and ~3.3 Ma represent episodes of significant global climatic cooling in the Pliocene, particularly in the Northern Hemisphere (Xiang et al., 2000; Balantine et al., 2006; Dolan et al., 2015; De la Vega et al., 2020). However, it is important to acknowledge that temporal correlation does not necessarily imply causation.

Among the more salient criticisms historically leveled at DIVA or DIVA-like historical biogeographic models is that dispersal is penalized a priori, which tends to bias the results toward vicariance rather than peripatry (Lieberman, 2000); however, this criticism has been accommodated by development of the DIVA-like + J and similar classes of peripatry-accommodating models (Matzke, 2014). As long-distance dispersal and peripatry have been well supported by other recent investigations using BIOGEOBEARS (Sessa et al., 2017), the results of this historical biogeographic analysis appear to support the conclusion that vicariance is more likely than peripatry to explain disjunction in the *Onoclea sensibilis* species complex.

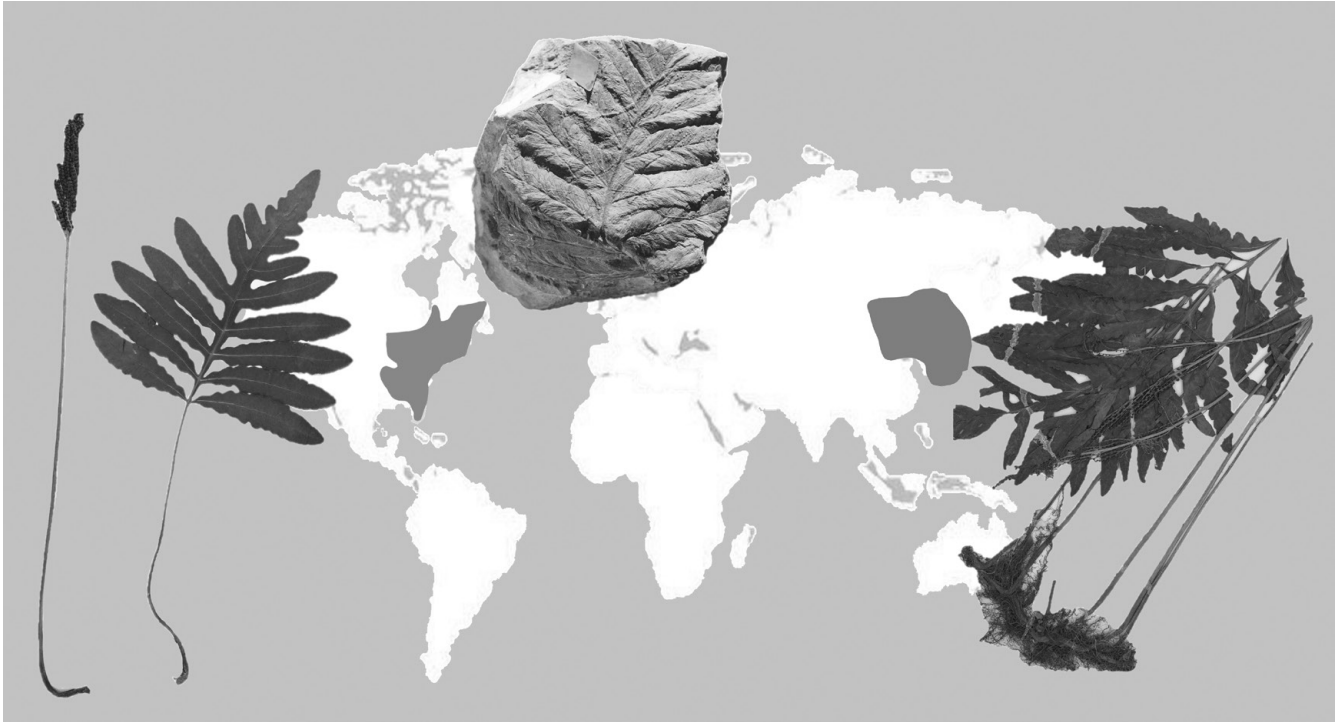


Figure 3. The biogeographic distribution of *Onoclea sensibilis* L., with East Asian and eastern North American varieties. Specimens of *Onoclea sensibilis* var. *sensibilis* (left: Southwest Missouri State University 89556) and *O. sensibilis* var. *interrupta* (right: Chicago Field Museum 1534245). Images courtesy of Pteridophyte Collections Consortium (PCC 2021), CC-by-NC. *O. sensibilis* fossil (NMNH P-45), which is found in both western North America and in the vicinity of Beringia, is illustrated above. Note the differences in dimensions of fertile vs. sterile pinnae, which were mapped to the molecular phylogeny using Mesquite v.3.61.

An additional consideration that may be important to note is the fact that *Onoclea sensibilis* and other onocleoid ferns exhibit short-lived, green spores (Lloyd, Klekowski, 1970). Short-lived, chlorophyllous spores are presumed to preclude long-distance dispersal of wind-blown spores (Mountier et al., 2018). Accordingly, long-distance dispersal by wind-blown spores seems a less likely explanation for evolutionary divergence than vicariance in this instance; however, this hypothesis requires further investigation.

CONCLUSION

Although it is well established that vicariance is the best explanation for the East Asian-eastern North American disjunction among angiosperms, this hypothesis has garnered less support among fern studies. With respect to the ferns first identified by Asa Gray as exhibiting an East Asian-eastern North American disjunction, *Onoclea sensibilis* is regarded to be the most likely to conform to this pattern on the basis of fossil evidence. The results of this investigation support this hypothesis, as vicariance is the best-fitting historical biogeographic model to account for molecular and morphological divergence between extant species. Relaxed molecular clock dating places vicariance in the Pliocene, a pattern that agrees with the fossil record of this group. Accordingly, the pattern of disjunction observed in the *O. sensibilis* species complex is congruent with that observed among angiosperms, suggesting that climatic cooling during the late Neogene/Quaternary underlies the East Asian-eastern North American disjunction in vascular plants.

ACKNOWLEDGMENTS

I would like to thank the editor, Lena Golovneva, for assistance in improving the manuscript and figures. I would also like to thank two anonymous reviewers for their helpful suggestions. There are no funding sources to report, and I declare no conflicts of interest.

REFERENCES

- Ballantine, A. P., Rybczynski, N., Baker, P. A., Harrington, C. R., White, D. 2006. Pliocene Arctic temperature constraints from the growth rings and isotopic composition of fossil larch. – *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 242: 188–200. <https://doi.org/10.1016/j.palaeo.2006.05.016>
- Barrington, D. S. 1993. Ecological and historical factors in fern biogeography. – *Journal of Biogeography*, 20: 275–279. <https://doi.org/10.2307/2845635>
- Bouckaert, R., Vaughan, T. G., Barido-Sottani, J., Duchéne, S., Fourment, M., Gavryushkina, A., Heled, J., Jones, G., Kühnert, D., De Maio, N., Matschiner, M., Mendes, F. K., Müller, N. F., Ogilvie, H. A., du Plessis, L., Poppinga, A., Rambaut, A., Rasmussen, D., Siveroni, I., Suchard, M. A., Wu, C.-H., Xie, D., Zhang, C., Stadler, T., Drummond, A. J. 2019. BEAST 2.5: An advanced software platform for Bayesian evolutionary analysis. – *PLoS Computational Biology*, 15: 1–28.
- De la Vega, E., Chalk, T. B., Wilson, P. A., Bysani, R. P., Foster, G. L. 2020. Atmospheric CO₂ during the mid-Piacenzian warm period. – *Nature Scientific Reports*, 10: 1–8. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-67154-8>
- Dolan, A. M., Haywood, A. M., Hunter, S. J., Tindall, D. J., Pickering, S. J. 2015. Modelling the enigmatic late Pliocene glacial event – marine isotope stage M2. – *Global and Planetary Change*, 128: 47–60.
- Du, X.-Y., Lu, J.-M., Zhang, L.-B., Wen, J., Kuo, L.-Y., Mynssen, C. M., Schneider, H., Li, D.-Z. 2021. Simultaneous diversification of Polypodiales and angiosperms in the Mesozoic. – *Cladistics*, 37: 1–22. <https://doi.org/10.1111/cla.12457>
- Edgar, R. C. 2004. MUSCLE: multiple sequence alignment with high accuracy and high throughput. – *Nucleic Acids Research*, 32: 1792–1797. <https://doi.org/10.1093/nar/gkh340>
- Fletcher, T. L., Telka, A., Rybczynski, N., Matthews, J. V., Jr. 2021. Neogene and early Pleistocene flora from Alaska, USA and Arctic/Subarctic Canada: new data, intercontinental comparisons and correlations. – *Palaeontologia Electronica*, 21: 1–62. <https://doi.org/10.26879/1121>
- Gastony, G. J., Ungerer, M. C. 1997. Molecular systematics and a revised taxonomy of the onocleoid ferns (Dryopteridaceae: Onocleaceae). – *American Journal of Botany*, 84: 840–849. <https://doi.org/10.2307/2445820>
- Goloboff, P. A., Catalano, S. A. 2012. GB-to-TNT: facilitating creation of matrices from GenBank and diagnosis of results in TNT. – *Cladistics*, 28: 503–513. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2012.00400.x>
- Goloboff, P. A., Catalano, S. A. 2016. TNT version 1.5, including a full implementation of phylogenetic morphometrics. – *Cladistics*, 32: 221–238. <https://doi.org/10.1111/cla.12160>
- Gray, A. 1859. Diagnostic characters of new species of phanogamous plants collected in Japan by Charles Wright, botanist of the U.S. North Pacific Exploring Expedition, with observations upon the relations of the Japanese flora to that of North America, and of other parts of the north temperate zone. – *Memorial of American Academy of Arts and Sciences, Nature Sciences*, 6: 377–453. <https://doi.org/10.2307/25057953>
- Gray, A. 1878. Forest geography and archaeology, a lecture delivered before the Harvard University Natural History Society. – *American Journal of Science and Arts*, 16: 85–94, 183–196. <https://doi.org/10.2475/ajs.s3-16.93.183>
- Kato, M. 1993. Biogeography of ferns: dispersal and vicariance. – *Journal of Biogeography*, 20: 265–274. <https://doi.org/10.2307/2845634>
- Li, C., Lu, S., Ma, J., Gai, Y., Yang, Q. 2016. Phylogeographic history of the woodwardioid ferns, including species from Himalaya. – *Palaeoworld*, 25: 318–324. <https://doi.org/10.1016/j.palwor.2014.10.004>
- Li, H.-L. 1952. Floristic relationships between eastern Asia and eastern North America. – *Transactions of the American Philosophical Society*, 42: 371–429. <https://doi.org/10.2307/1005654>
- Lieberman, B. S. 2000. *Paleobiogeography: using fossils to study global change, plate tectonics, and evolution*. New York: Kluwer Academic, 208 p.
- Lloyd, R. M. 1971. Systematics of the onocleoid ferns. – *University of California Publications in Botany*, 61: 1–93.
- Lloyd, R. M., Klekowski, E. J., Jr. 1970. Spore germination and viability in Pteridophyta: evolutionary significance of chlorophyllous spores. – *Biotropica*, 2: 129–137. <https://doi.org/10.2307/2989770>
- Maddison, W. P., Maddison, D. R. 2008. *Mesquite: a modular system for evolutionary analysis*. Version 3.61. <http://www.mesquiteproject.org> (accessed 6 August 2021)
- Matzke, N. J. 2014. Model selection in historical biogeography reveals that founder-event speciation is a crucial process in island clades. – *Systematic Biology*, 63: 951–970. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syu056>

- Moran, R. C. 2008. Diversity, biogeography, and floristics. – *Biology and Evolution of Ferns and Lycophytes*. Cambridge: Cambridge University Press, p. 367–394.
<https://doi.org/10.1017/CBO9780511541827.015>
- Mountier, C. F., Case, B. S., Perrie, L., Brownsey, P., Paterson, A. M., Curran, T. J., Buckley, H. L. 2018. Patterns of range size in New Zealand ferns and lycophytes. – *New Zealand Journal of Ecology*, 42: 248–261. <https://doi.org/10.20417/nzjecol.42.22>
- Rambaut, A. 2018. FigTree v.1.4.: Tree Figure Drawing Tool. – Institute of Evolutionary Biology, University of Edinburgh.
- Rambaut, A., Drummond, A. J. 2021. TreeAnnotator v. 2.6.4. – Institute of Evolutionary Biology, University of Edinburgh.
- Rothwell, G. W., Stockey, R. A. 1991. *Onoclea sensibilis* in the Paleocene of North America, a dramatic example of structural and ecological stasis. – *Review of Palaeobotany and Palynology*, 70: 113–124.
[https://doi.org/10.1016/0034-6667\(91\)90081-D](https://doi.org/10.1016/0034-6667(91)90081-D)
- Sessa, E. B., Juslén, A., Väre, H., Chambers, S. M. 2017. Into Africa: molecular phylogenetics and historical biogeography of sub-Saharan woodferns (*Dryopteris*). – *American Journal of Botany*, 104: 1–10.
<https://doi.org/10.3732/ajb.1600392>
- Vakhrameev, V. A. 1991. Jurassic and Cretaceous floras and climates of the Earth. Cambridge: Cambridge University Press, 318 p.
- Wolf, P. G., Schneider, H., Ranker, T. A. 2001. Geographic distributions of homosporous ferns: does dispersal obscure evidence of vicariance? – *Journal of Biogeography*, 28: 263–270.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2699.2001.00531.x>
- Wolfe, J. A., Tanai, T. 1980. The Miocene Seldovia Point Flora from the Kenai Group, Alaska. – *United States Geological Survey Professional Paper*, 1105: 1–52. <https://doi.org/10.3133/pp1105>
- Wood, P., Besnard, G., Beerling, D. J., Osborne, C. P., Christian, P.-A. 2020. Phylogenomics indicates the “living fossil” *Isoetes* diversified in the Cenozoic. – *PLoS ONE*, 15: 1–28.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0227525>
- Xing, F. W., Kato, M. 2013. *Onocleaceae*. – *Flora of China*, Vol. 2–3 (Pteridophytes). St. Louis: Missouri Botanical Garden Press, p. 408–410.
- Xiang, J.-Y., Wen, J., Peng, H. 2015. Evolution of the eastern Asian-North American biogeographic disjunctions in ferns and lycophytes. – *Journal of Systematics and Evolution*, 53: 2–32.
<https://doi.org/10.1111/jse.12141>
- Xiang, Q.-Y., Soltis, D. E., Soltis, P. S., Manchester, S. R., Crawford, D. H. 2000. Timing the eastern Asian-eastern North American floristic disjunction: molecular clock corroborates paleontological estimates. – *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 15: 462–472. <https://doi.org/10.1006/mpev.2000.0766>
- Yamakawa, C., Konishi, S. 2013. Fossil fern fronds from the early Pleistocene Kobiwako Group in Minakuchi, Shiga Prefecture, central Japan. – *Journal of Fossil Research*, 45: 61–69.
- Yatabe, Y., Nishida, H., Murakami, N. 1999. Phylogeny of Osmundaceae inferred from *rbcL* nucleotide sequences and comparison to the fossil evidence. – *Journal of Plant Research*, 112: 397–404.
<https://doi.org/10.1007/PL00013894>
- Yu, Y., Blair, C., He, X. J. 2020. RASP 4: Ancestral state reconstruction for multiple genes and characters. – *Molecular Biology and Evolution*, 37: 604–606. <https://doi.org/10.1093/molbev/msz257>
- Yu, Y., Harris, A. J., Blair, C., He, X. J. 2015. RASP (Reconstruct Ancestral State in Phylogenies): a tool for historical biogeography. – *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 87: 46–49.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2015.03.008>
- Yu, Y., Harris, A. J., He, X. J. 2010. S-DIVA (Statistical Dispersal-Vicariance Analysis): A tool for inferring biogeographic histories. – *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 56: 848–850.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2010.04.011>

Научное издание

ПАЛЕОБОТАНИКА

Том 12

Утверждено к печати

Ботаническим институтом им. В. Л. Комарова Российской академии наук

Компьютерная верстка *Н. Новожиловой*

Цветокоррекция *А. В. Никитин*

Подписано к печати 25.11.2021. Формат 60 × 90 1/8.

Бумага мелованная. Гарнитура Petersburg. Печать офсетная. Усл. печ. л. 12.

Тираж 100 экз. Тип. зак. № 2105

ООО «Издательско-полиграфическая фирма „Марафон“»
192289, Санкт-Петербург, ул. Олеко Дундича, дом 36, корп. 3, литер А, кв. 452
Тел. +7 (905) 266-24-71. E-mail: marafon2004@yandex.ru

Отпечатано ООО "ИПЦ "ИЗМАЙЛОВСКИЙ"
191023, Санкт-Петербург, Измайловский пр. 18-д
Тел. (812) 251-51-27
E-mail: politehnika@mail.ru