

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
Г Е О Л О Г И Ч Е С К И Й И Н С Т И Т У Т

В. П. МАСЛОВ

**ВВЕДЕНИЕ В ИЗУЧЕНИЕ
ИСКОПАЕМЫХ
ХАРОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ**

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР



ACADEMY OF SCIENCES OF THE USSR

G E O L O G I C A L I N S T I T U T

V P. MASLOV

INTRODUCTION TO THE STUDY
OF FOSSIL
CHAROPHYTES

Transactions, volume 82

А К А Д Е М И Я Н А У К С С С Р
Г Е О Л О Г И Ч Е С К И Й И Н С Т И Т У Т

В. П. МАСЛОВ

ВВЕДЕНИЕ В ИЗУЧЕНИЕ
ИСКОПАЕМЫХ
ХАРОВЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Труды, выпуск 82

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА, 1963

РЕДКОЛЛЕГИЯ:

член-корр. АН СССР *А. В. ПЕЙВЕ* (главный редактор),
М. С. МАРКОВ, В. В. МЕННЕР, П. П. ТИМОФЕЕВ

ОТВЕТСТВЕННЫЕ РЕДАКТОРЫ:

М. М. ГОЛЛЕРБАХ и В. А. ВАХРАМЕЕВ

EDITORIAL BOARD:

Corresp. member Academy of Sciences of the USSR *A. V. PEIVE*,
(Editor-in-Chief), *M. S. MARKOV, V. V. MENNER, P. P. TIMOFEEV*

RESPONSIBLE EDITORS:

M. M. HOLLERBACH and V. A. VAKHRAMEEV

ПРЕДИСЛОВИЕ

Харовые водоросли, или харофиты,— небольшие, обычно не более 0,5 м, водные растения, обладающие сравнительно высокой организацией. Они образуют отдельные кустики и дерновинки, но нередко и обширные заросли на дне мелких и спокойных водоемов. Благодаря выделению извести на вегетативных частях и женских органах размножения, эти растения хорошо фоссилизуются, что позволяет проследить их эволюцию с нижнего девона (силура?) до настоящего времени.

По строению вегетативных частей харофиты стоят ближе всего к зеленым водорослям. Их основные побеги несут в узловых частях мутовки укороченных боковых побегов («листьев») наподобие хвощей, с которыми их первоначально смешивали. По-видимому, харофиты отделились от зеленых водорослей очень рано, так как уже в девоне наметились четыре группы, резко отличающиеся одна от другой. В своем историческом развитии харофиты дали ряд групп, появляющихся и вымирающих в разное время; до настоящего времени дожила лишь группа собственно харовых, или лучиц.

За последние годы наши познания о харофитах значительно расширились и теперь нам ясно стратиграфическое значение этих ископаемых, в особенности для пресноводных осадков. Часто это единственные органические остатки в породах. Ранее считалось, что харофиты мало изменяются во времени, но исследования последнего десятилетия (1950—1960 гг.) показали сильную изменчивость их органа плодоношения. Харофиты существовали в морских, лагунных и пресноводных условиях (в настоящее время это преимущественно пресноводные растения, лишь немногие виды произрастают в солоноватоводных бассейнах), хотя некоторые исследователи считают их растениями главным образом континентальных водоемов.

За последние годы ископаемые харофиты приобретают все большее значение в связи с изучением континентальных отложений и осадков пресноводных или опресненных бассейнов, бедных остатками организмов. Харофиты являются хорошими показателями геологического возраста, так как их обызвествленные органы плодоношения, сохраняющиеся в ископаемом виде, могут быть выделены из керна скважин и служить руководящими ископаемыми, наравне с остракодами и фораминиферами, начиная от нижнедевонских до современных отложений. В СССР их изучением начали заниматься разведочные организации (главным образом нефтяные), особенно в тех случаях, когда остатки иных организмов отсутствуют или редки (например, триас Донбасса, мел Западной Сибири, девон Русской платформы и Киргизии, третичные отложения юга СССР). Естественно, однако, что выяснение стратиграфического значения харофитов и выделение соответствующих руководящих комплексов может быть произведено только на хорошей морфологической и систематической основе, какую и надеется дать в этой книге ее автор.

Очень часто в палеонтологических работах наблюдаются разные системы классификации и номенклатуры при изучении одной и той же группы организмов. Возникновение этого «разнобоя» обычно обусловлено применением разных методик и использованием разных диагностических признаков при определении ископаемого. Конечные выводы о стратиграфическом значении данной группы организмов также могут быть различными у разных авторов. Так, при исследованиях харофитов до 1947 г. плоды этих растений изучались и описывались главным образом снаружи, с боковой стороны. Благодаря такой методике роды растений получали очень широкое значение и, например, род *Chara* оказался распространенным по разрезу от карбона до современного периода. Но стоило только изменить методику в сторону изучения вершины и основания плодов харофитов, как из этого рода был выделен ряд орган-родов¹. При дальнейшем углублении методики исследования, с введением анатомических диагностических признаков, количество орган-родов увеличилось еще больше, картина стратиграфического распределения их по разрезу сильно усложнилась, и орган-роды приобрели стратиграфическое значение.

Для облегчения и ускорения дальнейших исследований желательно придерживаться наиболее подробного изучения организма, выработать единообразную методику описания. Для этой цели было решено опубликовать в первую очередь данную работу, содержащую историю исследований и сведения по анатомии харофитов, диагностические признаки их, технические приемы и т. д.

¹ Определение орган-рода см на стр. 46

Глава I

КРАТКИЙ ИСТОРИЧЕСКИЙ ОБЗОР ИССЛЕДОВАНИЙ ИСКОПАЕМЫХ ХАРОФИТОВ

Ныне живущие харофиты были изучены раньше, чем харофиты ископаемые. Большинство ископаемых харофитов (кроме трохилисков и сицидий) изучались в связи с исследованиями современных харофитов.

Современные харофиты были известны с 1587 г. В 1596 г. их описали как хвощи (*Equisetum olidum* Vauchin). В 1620 г. Баухин изобразил хару под названием «*Equisetum foetidum subaqua repens* Vauchin». Родовое название *Chara*, данное Вайаном, впервые появляется в 1719 г.

В 1780 г. Сольдани впервые описал и изобразил ископаемый остаток органа плодоношения харофита как раковину моллюска. Несколько позднее, в 1785 г., Дюфурни де Вийе под названием «вихрь» описал известковые оболочки ооспорангиев харофитов, о чем сообщил в 1810 г. Дэмарэ, возражая против их животного происхождения (работа Дюфурни не была напечатана).

В 1804 г. Ламарк (*Lamarck*, 1804) описал ископаемые харофиты под названием *Gyrogonites medicaginula*, принимая их за раковины моллюсков (с некоторым сомнением, так как он обращал внимание на сходство этих ископаемых с плодом *Medicago*). По этому вопросу появился ряд работ, посвященных харофитам (Montfort, 1808; Al. Brongniart, 1810; Leman, 1812; Ad. Brongniart, 1822, 1828; Lyell, 1826). При этом Леман первый указал на водорослевое происхождение харофитов, а Ад. Броньяр переименовал *Gyrogonites* в *Chara medicaginula* и описал новые виды из третичных отложений Парижского бассейна.

Ляйель (1826, стр. 91, 92) предложил для обозначения известковых оболочек ископаемых плодов харофитов термин «гирогонит» (*gyrogonites*) и привел изображения ныне живущих и ископаемых харофитов (см. фиг. 1). Эти рисунки выполнены настолько хорошо, в особенности изображения вегетативных частей, что не потеряли своего значения до сих пор. Многие позднейшие исследователи до настоящего времени употребляют термин «гирогонит» для обозначения известковых органов плодоношения ископаемых харофитов.

В 1833 г. появилась книга Ляйеля, где с определенностью утверждалось, что ископаемая *Chara medicaginula* и современные хары относятся к водным растениям: «Оболочки семян *Chara* (род водных растений), — пишет Ляйель (Lyell, 1832), — часто встречаются в пресноводных отложениях. Прежде чем была открыта их истинная природа, их называли гирогонитами, принимая за раковины». В этой же книге приведены изображения известковой оболочки ооспорангия *Chara medicaginula* и сечение через фоссилизованные вегетативные части другого харофита. В 1840 г. Соуерби описал первый харофит из верхнего мела Индии — *Chara Malcolmsonii*. В 1850 г. Унгер в сотрудничестве с Ал. Брауном описал 19 видов харофитов из кайнозоя. Во второй половине XIX в.

появляются работы Геера, Унгера, Сапорта, Эттинггаузена, Андрэ, Тушон, Дольфус и Фритель, Рейда и Гровз и других, посвященные ископаемому харам, главным образом из мезо-кайнозойских отложений.

Штахе (Stache, 1872, 1880, 1889), описывая ископаемую фауну и флору либурнских отложений Триеста, выделяет новые роды — *Kosmogya*, *Kosmogyrella*, *Lagynophora* и описывает ряд новых видов. В те же годы (1849—1906) начинается изучение трохилисков и сицидий под разными названиями (*Calcisphaera*, *Saccamina*, *Moellerina*, *Trochiliscus* и т. п.).

Историей изучения трохилисков и сицидий занимались А. П. Карпинский (1906) и Р. Пэк (Peck, 1934). Первым исследователем, обнаружившим сицидии, был Сандбергер (Sandberger, 1849), который под родовым названием *Sycidium* описал органы плодоношения этих харофитов из среднего девона Эйфеля, считая их за «полипы». Несколько позднее Пандер (1856) описал трохилиски, встреченные вместе с остатками рыб в девонских отложениях окрестностей Ленинграда, как проблематические округлые тела, сходные со «спорами» плауновых. В 1858 и 1862 гг. Эренберг вновь описал те же ископаемые из тех же мест как фораминиферы из рода *Miliola*, считая, что споры плауновых в несколько десятков раз меньше, чем трохилиски. Квенштедт сначала (1861 г.) считал, что это скорее яйца животных, но позднее отнес сицидии к харофитам (Quenstedt, 1867).

В 1871 и 1873 гг. Меек описал трохилиски из девона Огайо, США, под названием *Trochonema tricarinata* Меек как органы плодоношения рода *Chara*. В 1876 г. Лагорио впервые исследовал эти ископаемые под микроскопом и установил, что внутренняя часть их занята кальцитом, растворы которого проникли через отверстие в оболочке. Траутшольд (Trautschold, 1880) вторично вернулся к предположению о том, что сицидии являются яйцами панцирных рыб, с остатками которых они встречаются, или же это однокамерные фораминиферы или иглокожие. Сандбергер (1849) описал под названием *Sycidium melo* образец с р. Сясь как фораминиферу из сем. *Lagenidae*. В 1883 г. Дээке описал и иллюстрировал названный вид с р. Сясь, но считал, что оболочка пронизана порами, и поэтому сицидии следует относить к сифоновым водорослям, может быть, к роду *Ovulites*. В 1885 г. Квенштедт отнес трохилиски к харам, но оговорился, что они могут быть также и яйцами животных. Он изобразил их с левозавернутыми спиральями, что последующие авторы (Peck, 1934₂) считали ошибочным.

Вильямсон (Williamson, 1880) и Даусон (Dawson, 1883) описали ряд округлых форм под родовыми названиями *Calcisphaera* и *Saccamina*. Хотя эти названия относятся к родам фораминифер, указанные ископаемые, по Даусону, имеют сходство с органами плодоношения хар. Ульрих (Ulrich, 1886) описал трохилиски под названием *Moellerina greenei* (Огайо, США) и также изобразил их с левозавернутыми спиральями, что позднейшие исследователи считали ошибкой, произошедшей при печатании. Ноультон (Knowlton, 1889), изучая такие же тела со спиральными ребрами, консультировался с альгологами — специалистами по современному харам и со специалистами по фораминиферам (Брэди). Альгологи считали, что эти ископаемые не являются древними харофитами, а Брэди отверг их близость к фораминиферам. В результате Ноультон пришел к выводу, что трохилиски являются проблематиками и вряд ли могут быть предками современных харовых водорослей.

Работа А. П. Карпинского (1906) посвящена не только описанию ряда форм родов *Trochiliscus* и *Sycidium*, но и обстоятельному сравнению этих остатков с живущими харофитами, зелеными (сифоновыми) водорослями, а также доказательству принадлежности трохилисков к харофитам. А. П. Карпинский впервые проводил изучение трохилисков

и сицидий в шлифах под микроскопом для сравнения строения их известковой оболочки с оболочкой современных харофитов. По широте охвата литературного материала и постановке вопросов эта работа не теряет своего значения и после полувекового промежутка времени.

Монография А. П. Карпинского (1906) оказала некоторое влияние на работы его современников. Так, Уиланд (Wieland, 1914) описал под названием *Chara devonica* ископаемое, которое он сравнивал с *Calcisphaera lemoni* Knowlton. Томас описал *Calcisphaera robusta* Williamson из девона Айовы. Пиа (Pia, 1926, 1927), анализируя монографию А. П. Карпинского, пришел к выводу, что трохилиски и сицидии являются вероятными харофитами, но что трохилиски стоят ближе к харофитам, а сицидии лучше относить к сифонейам. Пиа (1927) в справочнике Хирмера отнес трохилиски и сицидии к сомнительным харофитам. В дальнейшем Гровз (Groves, 1933) соглашался с мнением Пиа, но Пэк (1934₂), В. В. Степанов (1928), Сьюрд (Seward, 1898) и другие ученые приняли точку зрения А. П. Карпинского и с уверенностью стали относить трохилиски и сицидии к древним харофитам.

В 1916 г. Рид и Гровз (Reid and Groves, 1916) описали новый род *Clavator*, отличающийся от сем. Characeae присутствием дополнительной наружной известковой оболочки — утрикула. В 1922 г. Бэлл (Bell, 1922) открыл новый род *Palaeochara* с шестью левозавернутыми спиралями. Гровз (1924₂, 1933) и Пиа (1927) составили обзоры ископаемых харофитов. При этом Пиа ископаемые виды, относившиеся к роду *Chara*, переименовал в род *Gyrogonites*, с чем, как увидим ниже, не согласились позднейшие исследователи. Пиа дал следующую классификацию харофитов:

А. Истинные Charophyta.

1. Семейство Characeae.

- Подсемейство Nitelleae (*Nitella*, *Tolypella*),
- » Chareae (*Chara*, *Tolypellopsis*),
- » Lagynophoreae (*Lagynophora*).

Гипотетичные ископаемые роды сем. Characeae (*Characeites*, *Gyrogonites*, *Kosmogya*, *Kosmogyrella*).

2. Семейство Palaeocharaceae (*Palaeochara*).

3. » Clavatoraceae (*Clavator*).

В. Сомнительные харофиты (*Palaeonitella*, *Trochiliscus*, *Sycidium*).

Эта система была принята лишь частично, но полностью ее никто не поддерживал. Даже Гровз (1933), который относил трохилиски и сицидии к сомнительным харофитам, не настаивал на переименовании ископаемых видов рода *Chara* в род *Gyrogonites*.

В. В. Степанов (1928) применил ту же методику изучения в шлифах известковой оболочки харофитов, что и А. П. Карпинский. Обнаруженная им впервые базальная пластинка не была описана, имеется только указание на ее пятигранность. Остатки мембраны, также выделенные В. В. Степановым, были описаны при малых увеличениях. Эта малоизвестная работа является первым анатомическим исследованием оболочки третиных плодов харофитов. Пэк (1934₂) посвятил специальную работу трохилискам и сицидиям из девона и нижнего карбона США. Он описал 17 видов, привел историю их изучения, характеристики живущих харофитов, морфологию трохилисков и сицидий, методику изучения классификаций харофитов, их распространение по вертикали и терминологию. По обстоятельности и охвату материала эта работа относится к одной из наилучших по древним харофитам. В дальнейших работах по изучению харофитов Пэк (Peck, 1934—1957; Peck a. Reker, 1947, 1948_{1,2}) дал много описаний новых морфологических форм: были выделены новые роды (*Aclistochara*) и виды, а также доказано стратиграфическое значение харофитов с девона по третичный период. В резуль-

тате многолетних работ Пэка, изучавшего харофиты Северной и Южной Америки, выявился ряд комплексов харофитов для девона, карбона, юры, апта, альба, сеноман-турона, палеоцена, эоцена, олигоцена, миоцена и плиоцена.

Монография Гарриса (Harris, 1939), посвященная описанию верхнеюрских известковых остатков рода *Clavator* и *Perimneste*, явилась новой ступенью в познании харофитов с утрикулами. Так как эти ископаемые были найдены в виде органов плодоношения, сидящих на вегетативных частях, детальное их описание позволило представить себе все растение целиком. Вегетативные части Гаррис изучал не только снаружи, но и в параллельных сечениях, что важно для определения остатков в шлифах.

В сороковых годах Рашки (Rásky, 1941—1958) начала изучение харофитов Венгрии. Исследовательница в монографии (Rásky, 1945) по морфологии третичных харофитов привела фотографии, а не рисунки, как это обычно делалось.

В 1947 г. вышла работа В. П. Маслова, в которой на материале из третичных отложений Киргизии была предложена существенно иная методика изучения ископаемых ооспорангиев, чем употреблявшаяся ранее: описание и измерения предлагалось делать не только с внешней поверхности, но и в шлифе, проходящем через ось известковой оболочки ооспорангия. Кроме того, были установлены: местонахождение и форма базальной пластинки *Tectochara merianii* (Heer) Grambast, разные типы сохранности, двуслойность известковой оболочки, особая структура вершины, отличающаяся от боковых стенок ооспорангия того же вида, а также структура основания гирогонита.

После этой работы, в 50-х годах нашего столетия, появляется в СССР и за рубежом ряд работ, ревизирующих и описывающих вновь известные ранее виды. Было выделено несколько новых родов (Mädler, 1952, 1953_{1, 2}), сначала на основании только внешней морфологии и строения вершины, и предложены новая систематика и филогенетическая схема (Mädler, 1953—1957). Затем Хорн аф Рантцин (Horn af Rantzien, 1951—1959) и Грамба (Grambast, 1953—1960) на основании внешней и внутренней структуры подвергли пересмотру роды Мэдлера и других, более ранних исследователей и изменили всю систему классификации, так что филогенетическая схема, предложенная Мэдлером в 1957 г., а также схема хронологической эволюции хароидей, предложенная самим Грамба в 1955 г., стали устаревшими, так же как и все другие схемы (Реск, 1953; Маслов, 1957; Колесников, 1960). Грамба и Хорн аф Рантцин за десятилетие, 1951—1960 гг., дали очень много нового для систематики и таксономии сем. Characeae, но методика изучения у этих исследователей существенно различная. Грамба (1956₂), кроме детального морфологического описания, выделяет из гирогонита (известковой оболочки ооспорангия) базальную пластинку, считая, что у каждого рода эта пластинка имеет особую форму. Хорн аф Рантцин пришел к выводу, что толщина пластинки зависит от возраста растения, и, описывая ее в шлифе, не придавал ей особого значения. У этого автора, в отличие от Грамба, описания анатомического строения основаны на изучении шлифов, благодаря чему они более детальны, а выделение родов более дробное.

Оба эти исследователя сходятся в мнении (как и Пэк), что внешняя орнаментация может отсутствовать, а может и существовать у одного и того же вида, вследствие чего семейство *Kosmogygaceae* (роды *Kosmogyra*, *Kosmogyrella*) Хорн аф Рантцин исключает.

В последних работах Хорн аф Рантцин (1959₂) переименовал ряд родов в орган-роды, а их виды в орган-виды и оставил в составе родов лишь те ооспорангии, который найдены сидящими на вегетативных частях растения. В качестве более широких категорий для орган-родов

Хорн аф Рантцин предлагает только «морфологические типы», не объединяя их в семейства, порядки и т. п. Ряд ранее выделенных родов Хорн аф Рантцин считает ненужными или ошибочными (*Aclistochara*, *Kosmogya*, *Kosmogyrella* и др.). К ископаемым прежнего обширного рода *Chara* отнесены лишь единичные виды.

В пятидесятые годы в СССР и за рубежом появились работы с описанием новых родов и видов харофитов в девонских отложениях (Рейтлингер и Ярцева, 1958; Самойлова, 1955, 1959; Choquette, 1956). Впервые описаны в девоне харофиты с левозавернутыми спиралями под названием *Eochara* Choquette; следовательно, в XIX в. исследователи, рисуя некоторые «трохилиски» с левозавернутыми спиралями, не ошибались.

Вуд (Wood, 1959) дал интересные таблицы измерений ооспорангиев ныне живущих видов харофитов (в порядке увеличения цифр): 1) по максимуму длины ооспорангия без коронки; 2) по максимуму количества видимых сбоку спиралей ооспорангия; 3) по максимальной длине ооспоры; 4) по максимальному количеству «штрихов»¹ ооспоры. Таблицы эти с трудом можно использовать при сравнении с современными формами, так как один и тот же размер отвечает нескольким видам, в особенности у рода *Nitella*.

Наконец Тонджиорджи (Tongiorgi, 1956) и Росс (Ross, 1960) начали изучение популяций у ископаемых харофитов и сравнение их с популяциями у современных форм. На этом вопросе мы остановимся подробнее в главе VI (стр. 74).

Из этого краткого обзора истории изучения ископаемых харофитов (из которого исключены мелкие заметки и отдельные описания известных или новых видов) становится ясным, что пересмотр существовавших методик и систематики начался с 1947 г. Таким образом, мы находимся в периоде становления не только классификации, но и терминологии и методики исследования харофитов, которые нельзя еще считать окончательно установленными и которые должны совершенствоваться и изменяться в будущем.

¹ Следов от кроющихся спиральных клеток при виде сбоку.

Глава II

ОСНОВНЫЕ ОСОБЕННОСТИ АНАТОМИИ ХАРОФИТОВ

1. СТРОЕНИЕ ВЕГЕТАТИВНЫХ И ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ И ОТНОСИТЕЛЬНАЯ СОХРАННОСТЬ ИХ В ИСКОПАЕМОМ СОСТОЯНИИ

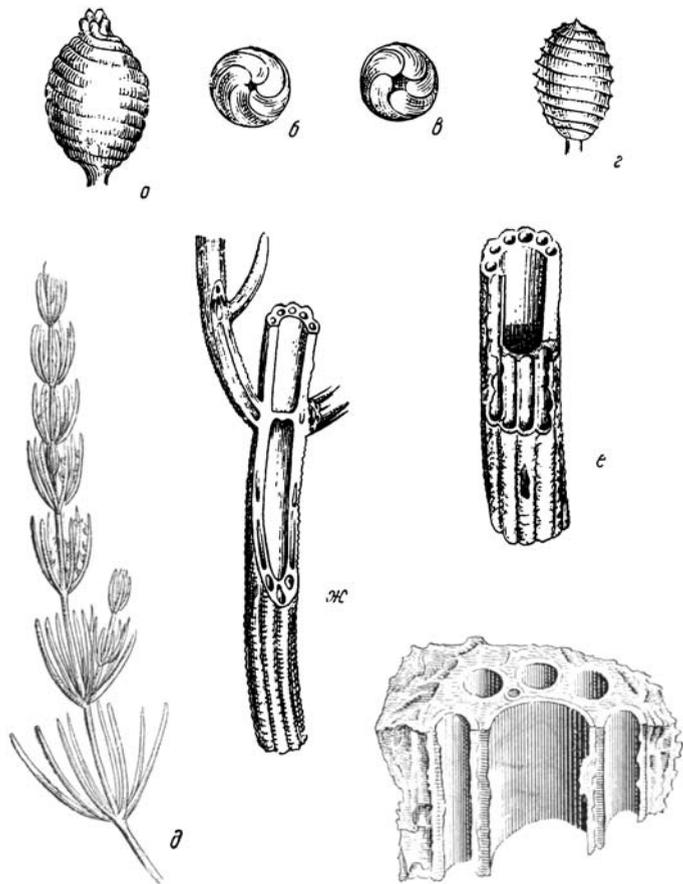
Современные харовые водоросли — сравнительно небольшие многоклеточные слоевцовые растения, напоминающие по форме кустики, сложенные из основных побегов («стержней» или «стеблей»), достигающие нескольких сантиметров в длину и разделенные на узлы и междоузлия. От узловых частей расходятся мутовками укороченные боковые побеги, или «листья», а также местами — ответвления самих «стеблей». Листья, в свою очередь, или имеют вторичные мутовки коротких побегов («листочки» у собственно харовых) или вильчато разделяются (у нителловых). Рост верхушечный (фиг. 1, д и 2). Нижняя часть слоевища прикреплена к субстрату ризоидами. Размножение у харовых водорослей вегетативное и половое. Вегетативное размножение напоминает образование корневищ. Из нижних узлов отходят побеги, которые, выпуская ризоиды, образуют новые «стебли». Могут образоваться также клубеньки на ризоидах — из одной разросшейся клетки, заполненной крахмалом, и из клеток стеблевых узлов, погруженных в грунт. Эти клубеньки могут также давать новые побеги.

Бесполого размножения у харовых не бывает. Половое размножение происходит при помощи мужских органов — антеридиев, и женских — ооспорангиев, развивающихся на листовых узлах в разных положениях один относительно другого (родовой признак) или на разных растениях. Ооспорангии сидят на ножках и у видов наиболее распространенного рода *Chara* обращены вверх. Во время созревания ооспорангий носит название «спорофидий»¹. Внешняя оболочка состоит из ряда спирально завернутых клеток, которые на вершине сменяются коронкой (розеткой), состоящей из особых клеток. Спиральные клетки иногда обызвествляются, так же как и вегетативные части. Коронка, базальные клетки, антеридии не обызвествляются, и в ископаемом состоянии встречаются редко.

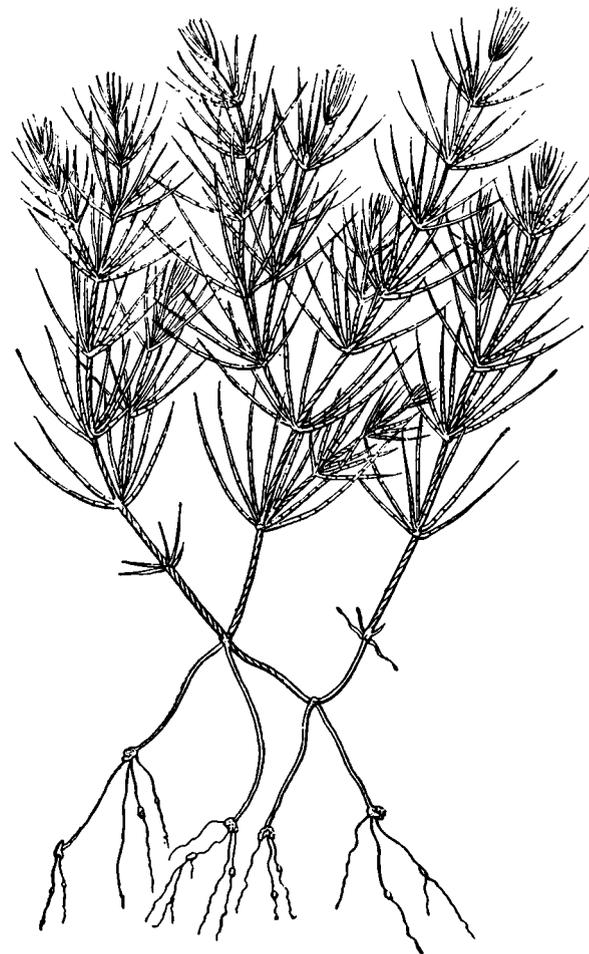
В антеридиях образуются многоклеточные нити, из которых, в свою очередь, развиваются сперматозоиды, в воде попадающие в оогонии через отверстие, расположенное в центре коронки зрелого спорофидия.

Получающаяся в результате оплодотворения зигота, называемая ооспорой или «орешком», после покоя может прорасти, образуя новое растение.

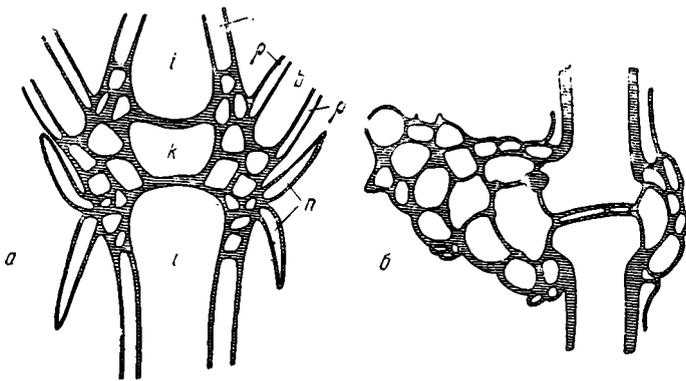
¹ Терминология разбирается ниже, см. стр. 16.



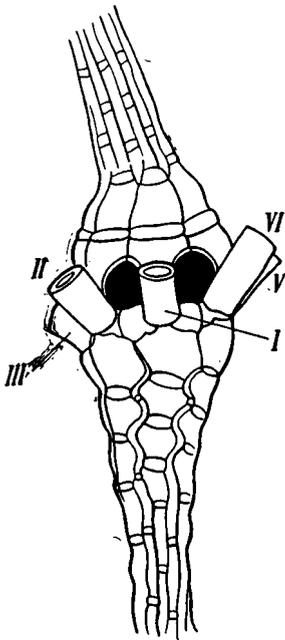
Фиг. 1. Изображения харофитов. (По Lyell, 1826). $\times 30$.
 б, в — ооспорангий: а — сбоку, б — сверху, в — снизу; з — ооспора
 сбоку; д, ж — вегетативные части живущих хар (д — нат. вел.);
 е, з — вегетативные остатки ископаемого харофита



Фиг. 2. Кустик-слоевище современной *Chara fragiferu*
 Нат. вел.



Фиг. 3. Сечения через вегетативные части *Chara*:
 а — продольный разрез узловой части слоевища современной *Chara hispida* (L.) Wallr. (Схема, по Migula, 1897); б — листья, *р* — кожные клетки стержня, *к* — узел стержня, *и* — междоузлия стержня, *п* — прилистники, *р* — коровые клетки листа; б — продольный разрез центрального побега и пщки побега у современной *Chara baltica* (Fries) Wahlst. (схема по Pia, 1926)



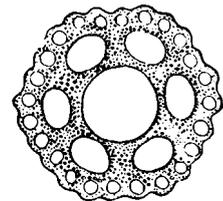
Фиг. 4. Внешний вид узловой части стержня (известковых трубок центрального побега) *Clavator reidii* Groves (схема по Harris, 1939). Римскими цифрами обозначены листья



Фиг. 6. Продольный разрез узловой части стержня *Clavator reidii* Groves (схема по Harris, 1939). Черное — известковые выделения



Фиг. 5. Поперечный разрез центра узловой части стержня *Clavator reidii* Groves (схема по Harris, 1939)



Фиг. 7. Поперечный разрез междоузлия *Clavator pecki* Mädler (схема по Mädler, 1952)

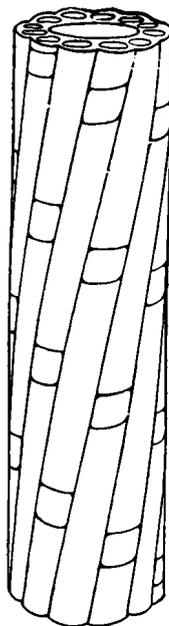
Вегетативные части харофитов

Вегетативные органы харофитов с поверхности часто обызвествляются и частично сохраняются в ископаемом состоянии, главным образом в виде известковых трубок (фиг. 1, *е, з*). Как уже указывалось, основные побеги харофитов образованы междуузлиями и узлами. Междуузлия состоят из одной или нескольких длинных клеток. Узлы всегда имеют многоклеточное строение и состоят из коротких клеток, к которым примакают клетки междуузлий, ответвлений и органов размножения (см. фиг. 3). Междузлия, состоящие из многих клеток, имеют следующее строение: вокруг центральной трубки расположен ряд более тонких периферических трубок (у рода *Chara* слабо завивающихся спирально, фиг. 1, *ж*).

После отмирания растения его органические части гнивают, а известковые части дробятся вследствие хрупкости стенок трубочек. В ископаемом виде вегетативные части обычно встречаются в виде обломков. В случае нахождения целого растения определение возможно, но ввиду малого различия форм и грубости известковых корок — затруднено.



Фиг. 8. Продольный разрез узловой части стержня неизвестного харофита из карбона р. Уткан, Коми АССР. (Материалы В. А. Варсонофьевой, зарисовка В. П. Маслова). $\times 45$. Белое — известковые отложения водоросли, черное — илестый материал, заполнивший полости



Фиг. 9. Схема строения центрального стержня с коровыми клетками *Clavator* (схема по Harris, 1939)

В ряде случаев вегетативные части встречались вместе с органами размножения и таким образом создавалось полное представление о растении (*Chara*, *Nitella*, *Totipella*, *Lagynophora*, *Clavator*, *Perimneste*). Однако чаще вегетативные части нельзя отождествлять с органами плодоношения, тогда эти части в ископаемом виде носят специальные названия орган-родов (*Charaxis*, *Characeites* и т. п.).

У некоторых ископаемых харофитов (*Clavator*) узловые части стержней имеют ряд признаков, позволяющих определять растения. У ныне живущих харофитов, например, у рода *Chara*, узел состоит из центральной цилиндрической клетки (трубки) (фиг. 3, *а, к*) и окружающих ее клеток различной формы, от которых отходят листовые клетки (фиг. 3, *а, в*). У ископаемых харофитов рода *Clavator* узел отличается тем, что он растянут по вертикали (фиг. 4 и 5), а «кортикальные», периферические клетки несут известковистые иголки, торчащие наружу.

Количество периферических трубок в междоузлиях у *Clavator* равняется 12, но около узла их остается 6, другие же исчезают (фиг. 6 и 7). Кортикальные трубки у *Clavator*, состоящие из ряда клеток, обычно завернуты по спирали (см. фиг. 9). Узел, напоминающий узел современного рода *Chara*, обнаружен мной в известняках карбона р. Утлан в Коми АССР (фиг. 8; материал В. А. Варсанюфьевой, скв. 74). Этот остаток нужно отнести к неизвестному харофиту, так как периферических трубок вокруг центрального стержня не видно.

Более подробные данные о вегетативных частях отдельных ископаемых родов можно почерпнуть из диагнозов, приводимых ниже.

2. О НОМЕНКЛАТУРЕ ОРГАНОВ ПЛОДОНОШЕНИЯ И ИХ ЧАСТЕЙ У СОВРЕМЕННЫХ ХАРОФИТОВ

Общепринятой терминологии для обозначения самих фруктификаций и их частей не существует несмотря на многочисленные исследования, посвященные репродуктивным органам и плодам харофитов. В особенности это относится к современным харам, так как разнообразие терминологии создает трудности при изучении развивающихся органов размножения. Этому вопросу Хорн аф Рангцин посвятил специальную работу (1956₂), в которой детально разбирается процесс развития женского органа размножения и приводится терминология по этому предмету. Здесь же мы перечислим ряд терминов и остановимся более подробно на терминологии, предложенной Хорном.

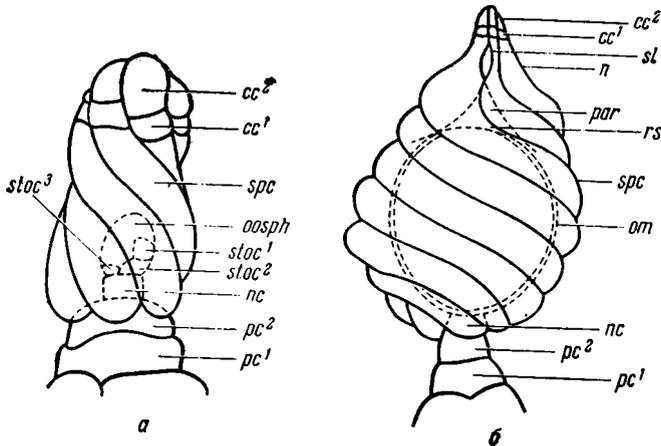
Женский гаметангий современных харофитов называли по-разному. Наиболее распространенными терминами являются: оогоний, археогоний, споропочка, яйцепочка, спорофиас, споропобег, спорангий. Хорн предлагает термин *спорофидий*, как наиболее отвечающий женскому гаметангию. А. П. Карпинский (1906) употреблял термин *спорофиада*. Плод назывался орешком, прокарпием, спорой, споро-плодом, спорокарпием, ооспорой, яйцом, зиготой.

Для плодов сем. *Characeae* Хорн принимает термин *ооспорангий*.

Для общей ориентировки приведем объяснение некоторых терминов, применяемых для частей развивающегося женского органа размножения. На различных стадиях развития спорофидия его части претерпевают превращения, и поэтому существуют разные названия для одних и тех же развивающихся частей органа размножения. Мы остановимся лишь на схемах последних стадий развития спорофидия, приведенных Хорном (фиг. 10, *a* и *b*), и на основных терминах, предлагаемых этим исследователем. Спорофидий развивается из нескольких базальных клеток, которые формируют начальный, или первичный спорофидий. Часть этих клеток называют базальными, одна клетка образует начальный, или первичный оогоний, а другая — первичный споростегий, или оболочку. Эти элементы ранее назывались по-разному. Их перечисление можно найти в той же работе Хорна. После ряда делений клеток образуются яйцеклетка, или оосфера, и стерильные клетки, которые все вместе формируют оогоний (фиг. 10, *b*). Этот термин неправильно употреблялся для обозначения обызвествленных частей оболочки плода харофитов.

Первичный споростегий харофитов по периферии оосферы образует оболочку из одной базальной и пяти периферических клеток, или первичных спиралей (фиг. 10, *b*, *спс*). Последние, удлиняясь и спирально закручиваясь, покрывают всю оосферу сплошной оболочкой (одновременно с сильным ростом оосферы). Кроме того, на вершине споростегия от спиральных клеток отделяются мелкие клетки, образу-

щие (фиг. 10, *a* и *b*, cc^1 и cc^2) коронку, которая создает апикальную или вершинную структуру. В результате роста всех этих клеток получается оболочка, или споростегий (футляр или споровая капсула английских авторов, или *Eihülle*, *Hülle*, *Mantel*—немецких; А. П. Карпинский также употреблял термин «споростегий»). При достижении максимальной величины, в спорофидии перед оплодотворением происходят новые изменения. Спиральные клетки, удлиняя вершинную часть под коронкой, образуют шейку (песк) с каналом (расщелиной) между клетками (фиг. 10, *b*, *sl*). Одновременно между верхней частью поверхности оосферы и споростегием образуются две полости, разделенные диафрагмой на верхний и нижний первичные апикальные приемники (рецептакль) (фиг. 10, *b*, *par*).



Фиг. 10. Схематическое изображение последних стадий развития спорофидия у современных видов *Nitella* (по Horn и Rantzen, 1956₂). Сильно увеличено

a — развивающийся спорофидий; *b* — почти спелый спорофидий; cc^1 , cc^2 — клетки коронки; *n* — носик; *nc* — узловая клетка; *om* — мембрана оогонии; *oosph* — оосфера; *par* — первичный апикальный рецептакль (приемник); pc^1 , pc^2 — клетки черешка; *rs* — приемное пятно; *sl* — расщелина; *spc* — спиральные клетки; *stoc*¹, *stoc*², *stoc*³ — стерильные клетки оогонии

Спелый спорофидий состоит из:

- 1) одной или двух базальных клеток (черешковые клетки);
- 2) споростегия, который включает: а) центральную, или узловую клетку между базальной клеткой и оосферой, б) пять периферических спиральных клеток, в) коронку на вершине, образованную пятью или десятью клетками;

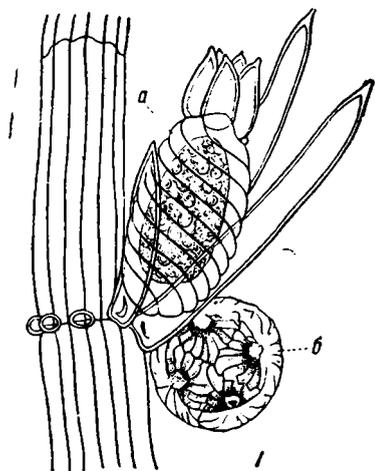
3) оогонии, включающего: а) крупную яйцеклетку, или оосферу, б) одну, две или три стерильные клетки и в) мембрану, или внутреннюю оболочку оосферы. Стерильные клетки в спелом оогонии поглощаются оосферой. Мембрана на вершине исчезает, образуя рецептивные пятна. Расположение спорофидия показано на фиг. 11.

После оплодотворения яйцеклетки из спелого спорофидия образуется ооспорангий. При этом происходит ряд изменений как в оогонии, так и в споростегии, который образует твердую оболочку вокруг зиготы. В результате получается плод, отличный от спорофидия (фиг. 12). Несмотря на различия между спорофидием и ооспорангием, многие исследователи харовых водорослей ошибочно смешивали эти стадии развития. Поскольку ооспорангий стал объектом усиленных морфологических исследований как развивающийся спорофидий, не следует тер-

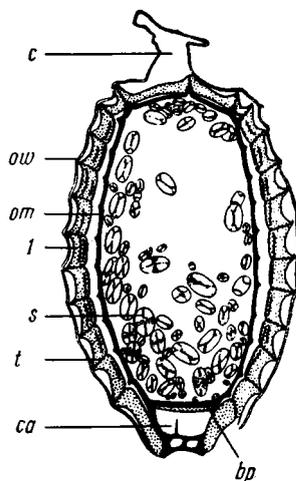
минологию, относящуюся к ооспорангии, смешивать с терминологией, относящейся к спорофидию.

Хорн детально рассматривает терминологию, относящуюся к ооспорангии, включая некоторые новые термины.

Три главные части спорофидия, которые мы упоминали выше: базальные клетки, споростегий и оогоний — изменяются в различной степени в результате превращения гаметангия в плод.



Фиг. 11. Внешний вид и положения спорофидия (а) и антеридия (б) в пазухе листьев у современной *Chara fragilis* (схема)



Фиг. 12. Вертикальное сечение ооспорангия современной *Chara hispida* L. (по Croft, 1952). $\times 46$.

с — остатки коронки; ow — наружная оболочка плода; l — кальцина; ca — базальная полость (узловая клетка); s — зерна крахмала; t — границы спиральных клеток; ot — ооспорозная мембрана; bp — базальная пластинка

Плазматическое содержимое спиральных клеток образует оболочку, или спорангиодерму, состоящий из наружного и внутреннего слоев. Наружный слой спорангиодерма, образованный спиральными клетками, у некоторых родов образует кальцитовую оболочку, или кальцину (известковую скорлупу). Два слоя спорангиодерма называются споростинами: внешняя — эктоспоростина (фиг. 12, ow) и внутренняя — эндоспоростина. Узловая клетка принимает участие в образовании базальной пластинки (фиг. 12, bp).

После оплодотворения оосфера превращается в ооспору, стенки которой имеют вид двойной оболочки — спорины (или мембраны, по некоторым авторам; фиг. 12, ot). Спорина состоит из двух слоев: внешнего, или эктоспорины, и внутреннего, или эндоспорины. Эктоспорина может иметь разную орнаментацию, которая служит диагностическим признаком. Эндоспорина имеет малоизменчивую поверхность и для диагностических целей не пригодна. Толщина оболочек — кальцины, споростины и спорины может сильно изменяться.

Под основанием ооспоры, т. е. под споростинами, расположена известковая базальная пластинка (plug — пробка, или затычка, по английским авторам), которая хотя и установлена у некоторых ныне живущих видов, но еще слабо изучена исследователями современных харофитов. На ее строении мы остановимся ниже. Ооспорангий отличается от спорофидия следующими признаками: спорофидий образован оогонием, состоящим из двух-четырех клеток и оболочки — споростегия; ооспорангий состоит из ооспоры в виде одной клетки и из ее оболочки — спорангиодерма, который может частично обызвестивляться.

Глава III

ЖЕНСКИЙ ОРГАН РАЗМНОЖЕНИЯ ХАРОФИТОВ В ИСКОПАЕМОМ СОСТОЯНИИ И ЕГО ДИАГНОСТИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ

1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ИЗВЕСТКОВЫХ ОБОЛОЧЕК ИСКОПАЕМЫХ ПЛОДОВ

Ископаемые харофиты чаще всего встречаются в виде известковой оболочки — кальцины. Реже сохраняется мембрана (спорины), еще реже — необызвествленные ооспорангии и спорофидии. Ниже будет рассмотрено анатомическое строение известковых оболочек плодов харофитов, а также изложена терминология, предложенная Хорном аф Рантцином для сем. Chaetaceae. У ископаемых харофитов преобладают женские органы размножения, не связанные непосредственно с вегетативными частями (и попадающие в раздел орган-родов).

Кальцина и спорины являются основными объектами исследования для палеоальголога и стратиграфа. Спорины образуют очень прочными мембранами, которые представляют собой защитную корку против внешних воздействий. Кальцина — твердая оболочка, препятствующая механическому разрушению ооспоры. Благодаря споринам высыхание ооспоры происходит очень медленно, при этом содержимое ооспоры сморщивается и разлагается. Высыхание не влияет на устойчивые оболочки плода харофитов, что обуславливает сохранение формы, величины и скульптуры оболочки в ископаемом состоянии, поэтому погружение высушенного плода в жидкости (молочную кислоту, раствор соды) не вызывало ощутимых изменений, так как влага слабо проникала через оболочку.

В отличие от оболочек ооспорангия, мембраны гаметангия при намокании быстро приобретают прежнюю свою форму и структуру.

Кальцина образуется из клеток споростегия независимо от количества растворенного в воде карбоната. Обызвествление начинается с момента оплодотворения и продолжается в течение всей последующей жизни растения, но процесс этот протекает довольно быстро. Выпуклые известковые спиральные полосы характерны для одних групп харофитов, а вогнутые — для других, но многие исследователи доказывали, что вогнутые известковые спирали относятся к ранним стадиям незрелых плодов.

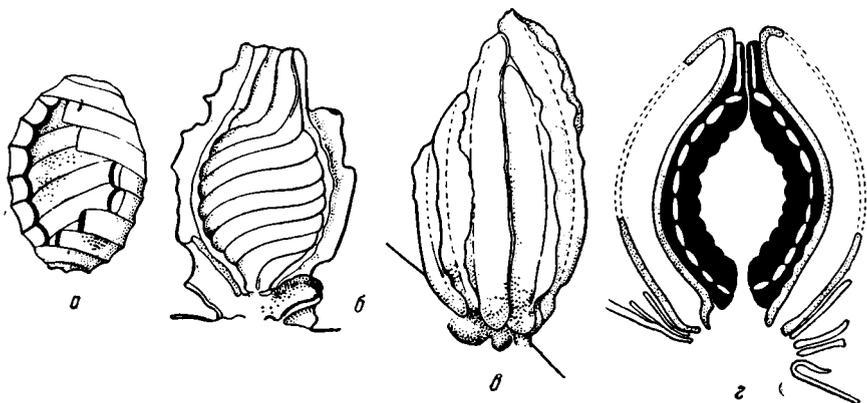
Кроме спиральных клеток, известь выделяют также узловую клетку, которая образует базальную пластинку, и, у некоторых ископаемых форм, особые вершинные клетки, образующие вершинную крышечку.

В целом ископаемая кальцина называется «гирогонит». Однако, в отличие от других исследователей (Грамба, Тонджиорджи и др.), Хорн аф Рантцин заменяет это название термином «известковая раковина» (lime-shell). Мы не видим преимуществ такой замены древнего термина (Lyell, 1826), так как в русском языке термин «раковина» употребляется исключительно для представителей животного мира.

Гирогонит у некоторых харофитов иногда окружен особой наружной известковой оболочкой — утрикулом. Как увидим ниже, микроструктура гирогонита отличается от микроструктуры утрикула, который является результатом отложения вегетативных частей слоевища.

2. УТРИКУЛ, ИЛИ ВНЕШНЯЯ ИЗВЕСТКОВАЯ ОБОЛОЧКА ВЕГЕТАТИВНОГО ПРОИСХОЖДЕНИЯ

У некоторых групп харофитов, кроме обычной известковой оболочки (гирогонита), образованной спиральными клетками ооспорангия, присутствует вторая известковая наружная оболочка, или утрикул (фиг. 13). Происхождение этой оболочки связывают с развитием вегетативных частей растения, которые в виде пучка «веточек» окружают гирогонит. Смыкаясь вершинами, они создавали утрикул. Начальные стадии образования такой оболочки можно наблюдать у *Echinochara* Peck (фиг. 14, ж) и, может быть, у *Lagynophora* Stache. Известковые выделения «веточек» образовывали рельефно выраженные валики, углубления, которые придают поверхности утрикула характерные морфологические черты. Эти типичные черты мы находим у рода *Clavator* Reid et Groves (верхняя юра — мел). Утрикул у этого рода превратился в вытянутый мешок с продольными, слегка спирально завернутыми валиками — следами от первоначальных «веточек», совершенно потерявших цилиндрический вид (фиг. 13, в; 14, е). При последующих изменениях у других родов утрикул приобретал усложненную скульптуру, иное расположение, количество и форму скульптурных элементов. Наличие утрикула позволило выделить сем. Clavatoraceae, включающее несколько родов. Некоторые роды (*Atopochara* Peck) обладают также и известковыми гирогонитами, находящимися внутри утрикула, похожими на гирогониты рода *Lagynophora* и имеющими форму графина с узким горлом. Гирогониты других родов сходны с гирогонитами сем. Characeae. Гирогониты сем. Clavatoraceae, в отличие от сильно обызвествленного, имеющего толстые стенки утрикула, слабо обызвествлены. Утрикулы одного и того же вида бывают различными и по форме орнаментаций и по величине.

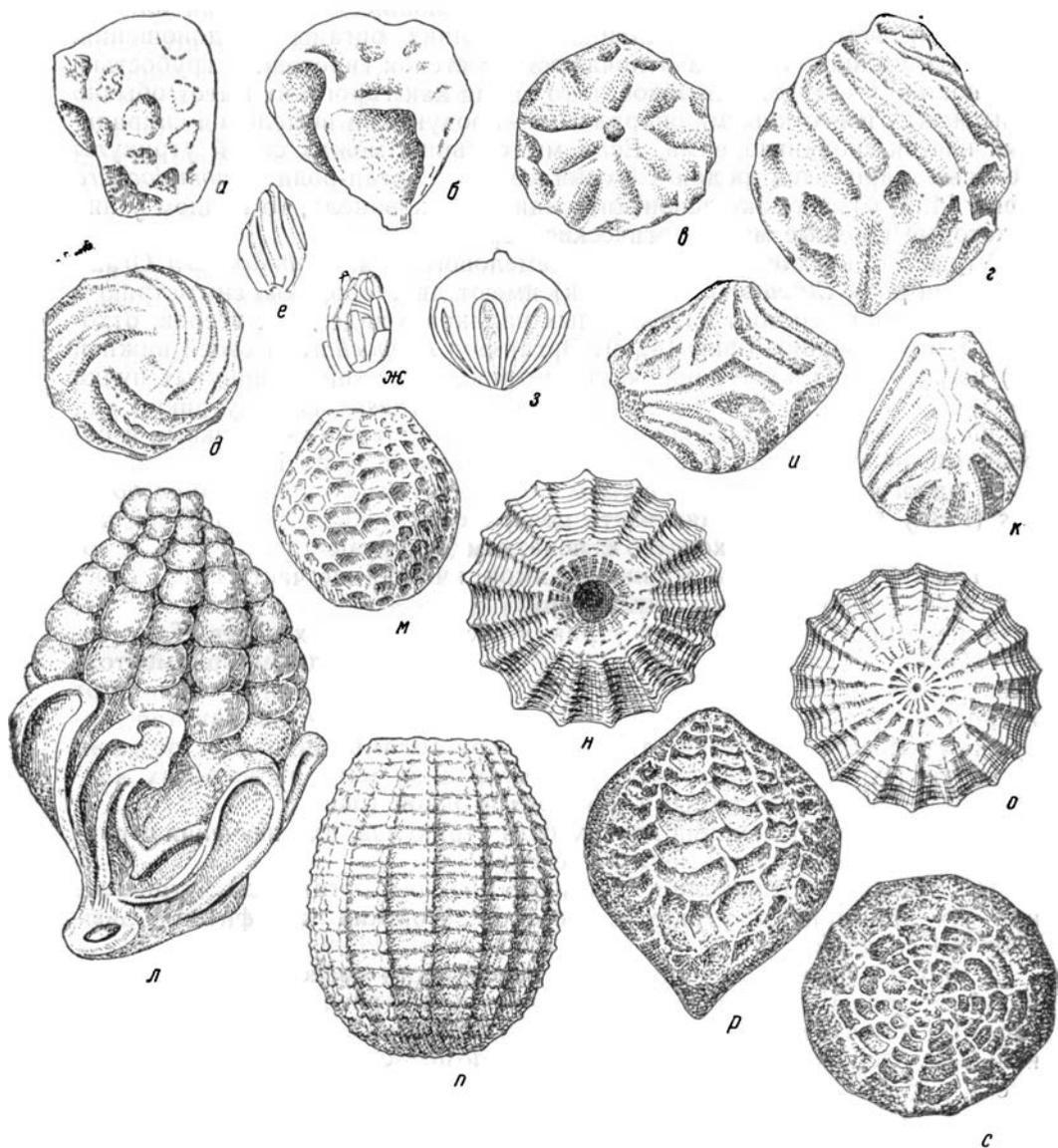


Фиг. 13. Схематическое изображение плода *Clavator reidii* Groves (по Harris, 1939).

а — гирогонит; б — сечение через известковую оболочку плода; в — наружный вид утрикула; г — реконструкция плода в сечении

тативных частей растения, которые в виде пучка «веточек» окружают гирогонит. Смыкаясь вершинами, они создавали утрикул. Начальные стадии образования такой оболочки можно наблюдать у *Echinochara* Peck (фиг. 14, ж) и, может быть, у *Lagynophora* Stache. Известковые выделения «веточек» образовывали рельефно выраженные валики, углубления, которые придают поверхности утрикула характерные морфологические черты. Эти типичные черты мы находим у рода *Clavator* Reid et Groves (верхняя юра — мел). Утрикул у этого рода превратился в вытянутый мешок с продольными, слегка спирально завернутыми валиками — следами от первоначальных «веточек», совершенно потерявших цилиндрический вид (фиг. 13, в; 14, е). При последующих изменениях у других родов утрикул приобретал усложненную скульптуру, иное расположение, количество и форму скульптурных элементов. Наличие утрикула позволило выделить сем. Clavatoraceae, включающее несколько родов. Некоторые роды (*Atopochara* Peck) обладают также и известковыми гирогонитами, находящимися внутри утрикула, похожими на гирогониты рода *Lagynophora* и имеющими форму графина с узким горлом. Гирогониты других родов сходны с гирогонитами сем. Characeae. Гирогониты сем. Clavatoraceae, в отличие от сильно обызвествленного, имеющего толстые стенки утрикула, слабо обызвествлены. Утрикулы одного и того же вида бывают различными и по форме орнаментаций и по величине.

Утрикулы харофитов у родов сем. Clavatoraceae имеют свои особенности, но обладают и общими признаками, сближающими их между



Фиг. 14. Утрикулы ископаемых харофитов.

а и б — *Anomalochara polymorpha* Maslov, вид сбоку, $\times 20$; в, г, д — *Atopochara trivolvis* Peck, $\times 40$: в — вид снизу, г — вид сбоку, д — вид сверху; е — вид сбоку *Clavator reidii* Groves (схема); ж — вид сбоку *Echinochара spinosa* Peck, \times около 13; з — вид сбоку *Chovanella maslovi* Samoilova, $\times 54$; и — вид сбоку *Perimneste corugata* Peck, $\times 60$; к — вид сбоку *Flabellochара harrisi* (Peck) Grambast, $\times 40$; л — вид сбоку *Nodosoclavator nodosus* (Peck), $\times 60$; м — вид сбоку *Sycidium panderi* Ehrenberg, $\times 38$; н, о, п — *Sycidium melo* Sandberger, $\times 24$: н — вид сверху, о — вид снизу; л — вид сбоку; р, с — *Sycidium paucisulcatum* Prynada, $\times 20$: р — вид сбоку, с — вид сверху

собой. Главными признаками являются происхождение известковой оболочки утрикула и структура ее, а также ее вторичность, что обнаруживается с несомненностью, если под утрикулом встречен гирогонит. Другие признаки — это продольные элементы (валики, борозды, вертикальное расположение бугров и ямок), являющиеся остатками или отпечатками вегетативных частей, окружавших органы плодоношения. Наконец, стенки утрикула отличаются от стенок гирогонита грубостью, слитностью и отсутствием швов, в то время как гирогонит имеет обычно швы между известковыми спиралями — продуктами выделения спиральных клеток спорангиодерма. Если мы сравним между собой утрикулы меловых харофитов родов *Clavatoraceae* и орган-рода *Anomalochara* (фиг. 14, а, б), а также девонских сицидий и хованелл, то найдем у них некоторые сходные морфологические черты.

Утрикулы верхнеюрского — нижнемелового рода *Fabellochara Grambast* (тип рода *Clavator harrisi* Peck) имеют двустороннюю симметрию и в нижней части состоят из выпуклых валиков в виде двух вееров, отходящих от основания (фиг. 14, к). Орган-род *Atopochara* в своей нижней (?) части, имея трехстороннюю симметрию, несет три завернутых пучка валиков и борозд (фиг. 14, в — д). Род *Perimneste* имеет утрикул как бы сплюснутый по вертикали, с причудливо «смятыми» валиками и бороздами, наблюдающимися по всей поверхности (фиг. 14, у).

У одного орган-вида — *Clavator nodosus* Peck [*Nodosoclavator nodosus* (Peck) Maslov] верхняя часть поверхности покрыта бугорками, что придает ему внешнее сходство с початком кукурузы (фиг. 14, л) и создает как бы зеркальное отражение ямок, нижняя же часть имеет своеобразную лепестковидную скульптуру.

У некоторых клаваторацей утрикул состоит из двух слоев. Так, *Nodosoclavator* образован внешним слоем с лепестковидным орнаментом, охватывающим менее половины внутреннего бугристого слоя. Этот последний облекает гирогонит до самой вершины, но вытанутая макушка последнего остается открытой и при обламывании дает возможность увидеть пятилепестковую розетку в виде пяти радиальных клинышков, сходящихся острыми концами в одной точке.

Изучена только внешняя поверхность утрикулов, для изучения структуры слоев требуется применение сечений.

Из девонских отложений нам известны два орган-рода, утрикулы которых напоминают утрикулы мезо-кайнозойских харофитов — *Sycidium* и *Chovanella*.

У широко известных сицидий на поверхности известковой оболочки имеются ряды многоугольных, правильно расположенных ямок (фиг. 14, м — n). Вертикальное расположение этих ямок сходно с вертикальным расположением бугорков у *Nodosoclavator* (*Clavator nodosus* Peck) и с ямками у *Anomalochara* и др. Описанные в последние годы (Рейтлингер и Ярцева, 1958) харофиты орган-рода *Chovanella* (фиг. 14, з) имеют яйцевидные известковые оболочки с общим для всех признаком — расходящимися от основания лепестковидными элементами в виде углублений и валиков, закрывающих на $\frac{2}{3}$ — $\frac{3}{4}$ поверхности плода. Эта лепестковидная скульптура имеет явное сходство с «веерами» *Flabellochara* и со скульптурной орнаментацией нижней части *Nodosoclavator*, *Anomalochara*, *Atopochara* и т. п. С другой стороны, присутствие у хованелл базальной пластинки сближает эти ископаемые с гирогонитами третичных *Clavatoraceae*. Все это будет твердо установлено, если внутри известковых оболочек хованелл и сицидий будет найден обычный спирально завернутый гирогонит. В изображениях, приведенных Пэком (Peck, 1934) при описании американских сицидий, мы находим в сечении одного из них (каменноугольный *Sycidium faveatum* Peck) явно выделяющийся второй внутренний толстый известковый слой

с резкой пограничной линией. Это вторая оболочка обнаруживается, но уже в виде тонкого внутреннего известкового слоя, на фотографии шлифа девонского сицидия, описанного Ван Шуи и Чанг Шан-иен (Wang Shui a. Chang Shan-jean, 1956) (табл. I, 2).

На фотографиях шлифов хованелл, приведенных Е. А. Рейтлингер и М. В. Ярцевой, тоже можно увидеть двуслойную известковую оболочку. Внутренний слой вместе с базальной пластинкой сложен темным карбонатным материалом. Внешний слой оболочки хованелл состоит из светлого карбоната (Рейтлингер и Ярцева, 1958, фиг. 12, 14 и 16). Эти вторые внутренние слои, по-видимому, соответствуют первичной известковой оболочке — гиругониту.

Ввиду того, что шлифы из сицидий и хованелл делались редко, эти ископаемые остатки еще недостаточно изучены. С другой стороны, мы видели, что в плодоношениях меловых харофитов гиругониты внутри утрикулов слабо обызвествлены. Они могли и совсем не обызвествляться, и утрикул в этом случае был бы единственной известковой оболочкой.

Если принять во внимание способы обызвествления харофитов (см. главу VI, раздел 2), то утрикул следует отнести к «физиологическому огложению извести» вегетативных клеток. Можно думать, что выделение извести при этом происходит лишь с одной стороны клеток, прилегающей к ооспорангию. В таком случае поверхность утрикула будет отражать поверхность вегетативных клеток в местах их соприкосновения с плодом. Возможно, этим объясняется разнообразный наружный вид утрикулов у одного и того же вида.

3. ГИРУГОНИТ

Общая характеристика. Эта известковая оболочка имеется у большинства органов плодоношения харофитов. Она состоит из ряда элементов, которые образовались в результате выделения особых клеток, исчезающих с фоссилизацией. Процесс выделения извести этими клетками описан ниже, в разделе «Органическое выделение извести» (стр. 73). Количество и форма элементов, составляющих гиругонит, у разных харофитов бывают различными. Вся известковая оболочка у ныне живущих харофитов называется кальциной. Отдельным составляющим элементам кальцины, которым при жизни отвечают особые клетки (отлагавшие кальцит на внутренней, обращенной к ооспоре, или и на внутренней и на внешней ее поверхности), названий ранее не давалось. При хорошей сохранности известковой оболочки обнаруживается тонкая слоистость, или «штриховка», изогнутая соответственно форме стенки клетки, вдоль которой отлагалась известь. Ниже будет изложено более подробно все относящееся к этому вопросу. Для отдельных элементов известковой оболочки, выделенных особыми клетками, мы предлагаем термин «партекальцина» и принимаем термин «гиругонит» как обозначение всей известковой оболочки ооспорангия в ископаемом состоянии.

Группы харофитов различаются по количеству партекальцин, их форме, взаимному расположению и направлению спирального завивания. Несмотря на сильные различия во внешней форме и в принципе организации партекальцин у древних групп харофитов, между этими гиругонитами и гиругонитами современных и третичных хар сохраняются черты сходства. Это впервые доказал А. П. Карпинский (1906), сравнивая шлифы трохилисков с современными харами. Эту же мысль поддерживал В. В. Степанов (1928), изучавший микроструктуру известковой оболочки третичных харофитов. Крофт (Croft, 1952), сравнивая те же трохилиски с гиругонитами современных хар, привел схематические рисунки осевых сечений тех и других, в которых можно уловить

и сходство и различие (фиг. 12 и 29, д). Гирогониты на рисунках закрашены серым цветом. У трохилиска эта толстая известковая оболочка имеет две широкие поры — по одной на вершине и в основании (фиг. 29, д, *bo* и *ao*). У хары (*Chara hispida* Linn. — современная) эти отверстия закрыты: в основании базальной пластинкой, а на вершине концами партекальцин. У трохилиска и у хары заметна слоистость, но и у трохилиска не заметны границы между отдельными партекальцинами, в то время как у хары они выражены тонкими линиями и перегибом изгиба слоев (фиг. 12).

В мезо-кайнозойских харофитах отличить гирогонит от утрикула очень легко, так как гирогонит образован отдельными спирально завернутыми известковыми телами, утрикул же не обладает такой закономерностью и его элементы обычно слиты в сплошную оболочку, без швов. Если в утрикуле отдельные элементы выделяются, то в них легко узнать видоизмененные веточки, охватывающие снизу, а затем и со всех сторон находящийся среди них гирогонит из известковых спиралей. Совсем другая картина наблюдается в девонских харофитах, у которых швы исчезли и партекальцины слились в сплошную оболочку. Трохилиски и зохары можно с уверенностью отнести к гирогонитам, сицидиумы же и хованеллы к ним относиться не могут. Сицидиум имеет вершинную зону со структурой, аналогичной основанию, а хованелла обладает совершенно особенной гладкой вершиной, не похожей ни на одну вершину настоящих гирогонитов. Базальная пластинка у *Chovanella* свидетельствует только об одновременном присутствии гирогонита графитообразной формы, что, может быть, доказывается наличием двуслойной известковой оболочки.

Гирогонит изучали все исследователи харофитов — им пользуются для установления семейств, родов и видов. Вначале объектом изучения и описания в гирогоните была лишь его внешняя форма и скульптура. Только в XX в. отдельные работы стали посвящать внутренней микроскопической структуре. О некоторых работах мы уже упоминали. После работы В. П. Маслова (1947) по микроскопическому исследованию анатомии оболочки гирогонита в шлифе, в 50-х годах появились систематические исследования сечений через гирогонит: Хорн аф Рантцин (Horn af Rantzien, 1954, 1956 и 1957), Грамба (Grambast, 1956₂), Крофт (Croft, 1952), Демин (1956), Рейтлингер и Ярцева (1958), Шайкин (1956). Для систематики и описания гирогонитов главными (а часто — исключительными) признаками остались внешняя форма и скульптура.

Таким образом, признаки отличия гирогонитов харофитов могут быть разделены на две категории: 1) внешние признаки, на основании которых изучается внешняя поверхность гирогонита, и 2) внутренние признаки, изучаемые в шлифах или в разрушенном гирогоните (фиг. 15 и 16).

Внешние признаки следующие: 1) общая форма гирогонита и его величина; 2) количество известковых спиралей, их ширина, форма и расположение; 3) количество витков спиралей, видимых сбоку, и угол наклона спиралей к экватору гирогонита; 4) структура основания гирогонита и базальной поры; 5) структура вершины, замыкание апикальной поры (если она есть) и ее диаметр (фиг. 16, б).

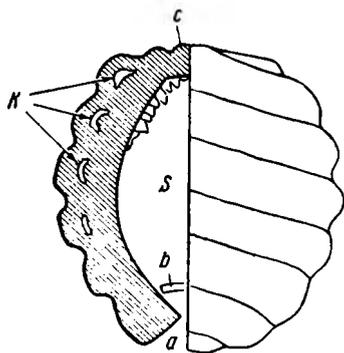
Внутренние признаки: 1) толщина известковых оболочек и их микроструктура; 2) толщина и структура мембраны (если она сохранилась); 3) форма и толщина базальной пластинки; 4) устройство базальной полости; 5) структура вершины и апикальной поры. Некоторые авторы включают в эти признаки также структуру внутренней полости, обычно заполненной вторичным карбонатом или остающейся пустой (фиг. 15).

Ориентировка утрикула и гирогонита. Одной из первоначальных задач является определение на утрикуле или гирогоните вершины и осно-

вания. Когда мы находим на известковой оболочке только одно первичное отверстие, его следует считать основанием. Но в древних (мезозойских и палеозойских) харофитах отверстия часто наблюдаются на обоих полюсах. В этом случае возможны ошибки в определении вершины и основания. В гиругонитах, обладающих базальной пластинкой, в сечении легко определяется основание, как это было при первоначальном определении рода *Chovanella*. Но часто базальная пластинка отсутствует, и определение вершины и основания затруднено. Иногда это вызывало необходимость в особых доказательствах, которые привели автора к определенному выводу, как это было с родом *Stellatochara* при первом описании его Хорном аф Рантцином (1954). В других случаях авторы ориентируют гиругонит или утрикул, не приводя доказательств и анализа морфологии вершины и основания у близких форм. Так, ориентировка сицидия не аргументирована, так как не было приведено сколько-нибудь веских оснований.

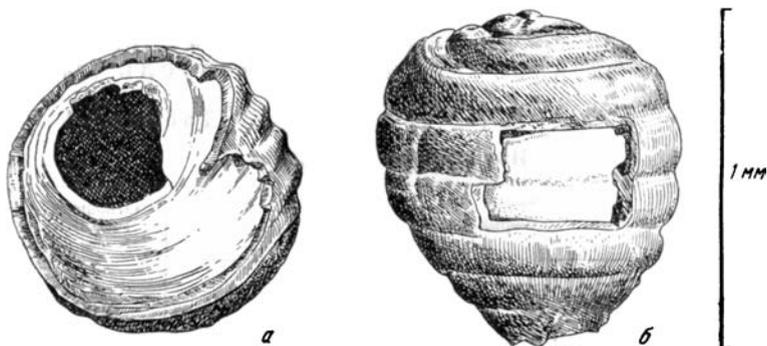
У некоторых трохилисков можно наблюдать утолщения на партекальцинах на вершине, что позволило Пэку предположить наличие здесь «коронки».

Внешнее морфологическое сходство апикальных отверстий может, по мнению Хорна аф Рантцина, не отвечать одному и тому же полюсу. Так, сравнивая орган-род *Stellatochara* и *Tectochara merianii*, этот автор нашел, что кратерообразные отверстия у обоих гиругонитов сходны. Однако базальное



Фиг. 15. Схема строения гиругонита (по Маслову, 1947).

a — основание; *b* — базальная пластинка; *s* — внутренняя полость, отвечающая ооспоре (наверху — выкристаллизовавшийся вторичный кальцит); *k* — пустоты — каналы в спиралях; *c* — вершина



Фиг. 16. Гиругонит с двуслойными спиральями — *Tectochara merianii* Grambast. $\times 46$

a — изломанный, с темным внешним и белым внутренним слоями; *b* — наружный вид с отломанной частью спиралей, с видимыми каналами-пустотами и белым внутренним слоем

отверстие с базальной пластинкой у *Tectochara* не отвечает такому же отверстию у *Stellatochara*. В то время как у *Tectochara* кратерообразное отверстие внутри кончается узкой порой, у *Stellatochara* оно сохраняет большую ширину и открыто внутрь (по словам Хорна аф Рантцина). Кроме того, концы спиральных партекальцин у стеллатохар образуют острые зубчики. Ряд других доводов такого же порядка приводит авто-

ра к выводу о том, что широкое кратероподобное отверстие у стеллатохар — вершинное. Но все эти доводы могут быть опровергнуты или подтверждены одним фактом нахождения на одном из концов гирогонита базальной пластинки.

Можно привести другой пример определения вершины у *Trochiliscus* Крофтом (1952), который сравнивал внешнюю форму вершины современной *Chara hispida* L. с вытянутым носиком на одном из полюсов у *Trochiliscus podolicus* Croft. По Крофту, этот трохилиск ориентирован острым полюсом вверх. Между тем при рассмотрении этого же трохилиска в продольном разрезе бросается в глаза сходство вытянутого полюса с основанием *Chara hispida* L., но не во внешней форме, а в наличии базальной камеры, в которой у хары помещается узловая клетка, и в утонении партекальцин. Следовательно, принятая Крофтом ориентировка трохилиска является спорной.

Таким образом, основной вывод следующий: верх и низ гирогонита точно определяется только положением базальной пластинки.

Величина и форма гирогонитов. Измерение величины гирогонитов производится по длинной и короткой оси. Длина ископаемых гирогонитов сильно колеблется — от 200 до 1600 μ (возможно, до 2000 μ). Наименьшей длиной обладает *Tolypella* (?) *perpusilla* Groves — 200 μ и *Charites minutissima* (Mädler) — 230—220 μ ; наибольшей — *Tectochara etrusca* Tongiorgi — 1630 μ и «*Kosmogrya*» *superba* Stache — 2000 μ . Большинство же гирогонитов — средней величины, длина их от 500 до 700 μ , хотя мелкие формы также нередки. Орган-роды *Tectochara*, *Brevichara* и *Rhabdochara* обычно имеют крупные гирогониты, более 700 μ в длину.

Внешняя форма гирогонита имеет большое диагностическое значение. В ней можно различать большую ось (главная ось, или ось вращения), по которой измеряется длина гирогонита, и наибольший диаметр, или ширину гирогонита. Эти две величины всегда принимались во внимание, но они (в большинстве случаев) играют роль видового признака.

Хорн аф Рантцин (1956₂) рассматривает форму гирогонита с двух точек зрения: 1) как изополярный показатель (табл. 1) — ин-

Таблица 1

Изополярный показатель

Форма гирогонита	Отношение PA/LED, %
Сильно сплющенная	<50
Сплющенная	50—70
Слабо сплющенная	75—88
Сплющенно-сферическая	88—100
Продолговато-сферическая	100—114
Слабопродолговатая	114—133
Продолговатая	133—200
Сильнопродолговатая	>200

декс PA/LED, т. е. отношение длины полярной оси (PA) к наибольшему экваториальному диаметру (LED), и 2) как анизополярный показатель (табл. 2) — индекс AND/PA, т. е. отношение расстояния от вершины до наибольшего экваториального диаметра к длине полярной оси.

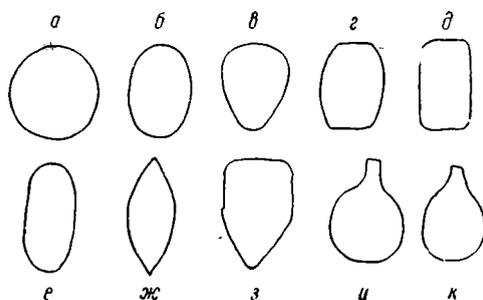
Гирогонит может быть изополярным, когда экваториальная ось и наибольший диаметр делят его на две одинаковые половины, и анизополярным, когда экваториальная ось (наибольшая ширина) не совпадает с экватором.

Таблица 2

Анизополярный показатель	
Форма гирогонита	Отношение AND/PA, %
Сильнойцевидный	<15
Яйцевидный (овоидный)	15—29
Слабойцевидный (субовоидный)	29—43
Эллипсоидальный	43—57
Субовоидный	57—71
Обовоидный	71—85
Сверховоидный	>85

В таблицах не дается единый термин для формы гирогонита, так что чаще приходится пользоваться обеими таблицами сразу, например, указывать: форма сплюсненно-сферическая слабойцевидная, что очень громоздко. Проще давать более простые характеристики. Кроме того, не всегда упомянутые термины охватывают наиболее характерные черты. Так, например, форма, которая в верхней части близка к цилиндрической, а в нижней к конусовидной, не будет точно охарактеризована показателями (индексами), между тем термин «кубаревидная» характеризует ее образно и точно.

Таким образом, терминология, относящаяся к внешним формам плодов харофитов, может быть упрощена, если ввести морфологические типы с обозначением их условными терминами, добавляя «суб» или «сверх», «широко» и «узко» только для переходных форм.



Фиг. 17. Схемы форм гирогонитов в вертикальном сечении

а — сферическая, *б* — эллиптическая, *в* — яйцевидная, *г* — бочковидная, *д* — цилиндрическая, *е* — субцилиндрическая, *ж* — веретеновидная, *з* — кубаревидная, *и* — графिनovidная, *к* — грушевидная

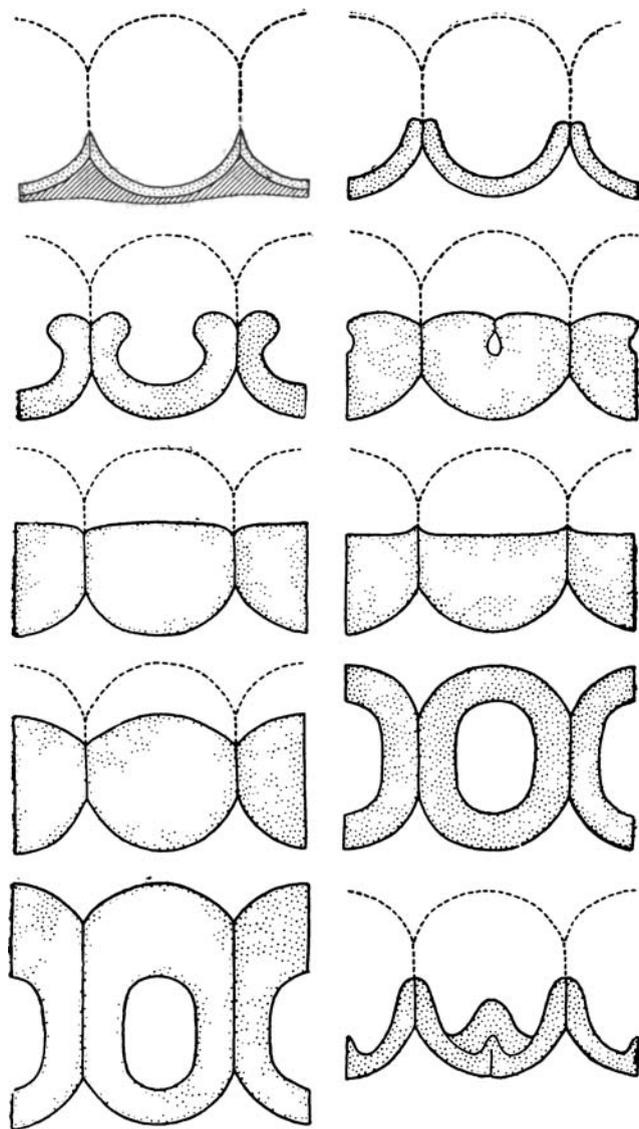
В качестве одного из главных признаков мы принимаем форму гирогонита в вертикальном осевом сечении (или контуры его) при рассмотрении сбоку, перпендикулярно длинной оси. Формы гирогонитов приведены на фиг. 17.

Приведенные термины более образны и конкретны, чем термины Хорна аф Рантцина, легче запоминаются и могут быть охарактеризованы также цифровыми данными и индексами, но терминология получается более простой — не приходится усваивать новые, запутанные термины, чуждые русскому языку.

Некоторые авторы придавали внешней форме гирогонита значение родового признака (Мэдлер). Так, на основании внешней формы гирогонита был выделен орган-род *Sphaerochara*. Исследования Хорна аф Рантцина (1959₂) показали, что этот орган-род является сборным и что внешняя форма гирогонита может быть одинаковой у разных родов.

Известковые спирали (партекальцины). У большинства харофитов кальцина, или известковая оболочка, образована несколькими спирально завитыми клетками, выделяющими известь. Известковые спирали, образующие главную часть гирогонита (известковой раковины, по терминологии Хорна аф Рантцина, 1956₂, 1959₂), часто назывались «спиральными клетками», хотя являются лишь продуктом выделения таких клеток. Поэтому термин «спиральная клетка» для ископаемых гирогонитов должен быть отброшен. Кроме известковых спиралей в гирогоните часто присутствуют другие, неспиральные элементы — продукты выделения клеток. Так, существуют гирогониты (орган-родов *Raskyella* и др.), у которых вершина сложена особой крышечкой, состоящей из пяти отдельных известковых единиц, не связанных прочно с известковыми спиралями. Для этих элементов в литературе не приводится терминов. Поскольку все «известковые единицы» являются частью известковой оболочки, выделенной особыми клетками оболочки спорофидия (т. е. кальцины), можно предложить для них термин «партекальцин а». При этом известковые спирали будут соответствовать спиральным партекальцинам, а верхушечная крышка будет состоять из апикальных партекальцин. Условимся, что спиральные партекальцины будут называться «партекальцинами» или «спиралями», а верхушечные — «апикальными партекальцинами».

Наибольшее внимание исследователей во все времена привлекало строение партекальцин с внешней их стороны. Поэтому первое, что мы встречаем в литературе до 1950 г., это описание партекальцин и гирогонита сбоку. Как известно, партекальцины отделены одна от другой «швами», или «сутурами», — боковыми поверхностями, по которым партекальцины легко отделяются, если перекристаллизация гирогонита не зашла слишком далеко. У мезо-кайнозойских гирогонитов швы между партекальцинами видны с поверхности и могут играть роль одного из видовых признаков. Наружная поверхность спиралей бывает вогнутой, плоской, выпуклой. На поверхности может развиваться разная орнаментация: бугры, столбики, поперечные валики и т. п. Рельеф партекальцин ранее служил главным признаком для расчленения харофитов мезо-кайнозоя. По этим признакам выделялись роды *Kosmogya*, *Kosmogyrella* и др. Сводка типов рельефа партекальцин имеется у Гровза и Мэдлера (Mädler, 1955₁) (фиг. 18). Работы последних лет Грамба (1957) и Хорна аф Рантцина (1956₂, 1959₂) показали: 1) что рельеф (вогнутый, плоский, выпуклый) партекальцин зависит от степени зрелости ооспорангия (всегда ли?), и 2) что бугры и другая орнаментация не могут служить ни родовым, ни видовым признаком, так как появляются в зависимости от условий выделения извести. В последних работах Пэка (Peck, 1957), Грамба (1959_{1,2}), Хорна аф Рантцина (1959₂) при определении вида не принята во внимание внешняя орнаментация. Как мы увидим ниже, в основу классификации были положены другие признаки, некоторые роды (*Kosmogya*, *Kosmogyrella*, *Aclistichara* и др.) были исключены и введен ряд новых родов.



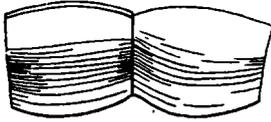
Фиг. 18. Схематическое изображение поперечных сечений известковых спиралей гиругонитов. Пунктиром обозначены предполагаемые границы спиральных кроющих клеток (по Groves, 1920)

Несмотря на то что спиральные партекальцины потеряли свое первоначальное значение как классификационный признак, они в первую очередь привлекают внимание. Их место заняли другие признаки, ранее считавшиеся второстепенными, и первенствующее значение получили окончания партекальцин на вершине и у основания. Эти две части гиругонита будут рассмотрены особо.

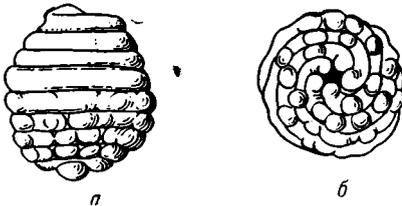
Внутреннее строение партекальцин можно видеть в шлифе в поперечном их разрезе. Для *Techiochara merianii* Grambast такое строение описано у В. П. Маслова (1947, 1956). Оговоримся, что один из элементов строения партекальцин этого вида — внутренний канал (фиг. 16) — является специфическим для данного вида и не встреча-

ется у других форм. По мнению Хорна аф Рантцина, происхождение этого канала не объяснимо.

Почти все исследователи, изучавшие третичные и некоторые более древние гирогониты, отмечают своеобразную «штриховку», или поперечную слоистость партекальцин (Карпинский, 1906; Степанов, 1948; Маслов, 1947, 1956; Шайкин, 1956; Croft, 1952, Horn af Rantzien, 1959₂). Эта «штриховка» отмечается также и у современных хар (Croft, 1952; Horn af Rantzien, 1959₃) (фиг. 19 и 20). Происхождение ее связано с периодическим выделением из клеточного сока слоев чистого карбоната и слоев карбоната с примесью органических веществ. Ширина и толщина

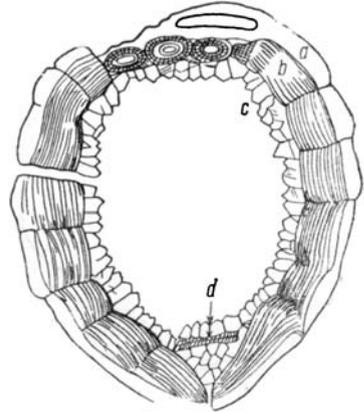


Фиг. 19. Строение спиральных партекальцин *Tectochara merianii*, $\times 100$ (по Horn af Rantzien, 1959₂)



Фиг. 21. Появление орнаментаций на гладком гирогоните («*Chara*» *squarrosa* Dollfus et Fritel (по Grambast 1957).

a — вид сбоку; *b* — вид сверху.



Фиг. 20. Строение гирогонита *Tectochara merianii* в шлифе (по Маслову, 1947).

a — внешний слой; *b* — внутренний слой; *c* — инкрустация вторичного карбоната во внутренней полости, отвечающей ооспоре; *d* — базальная пластинка

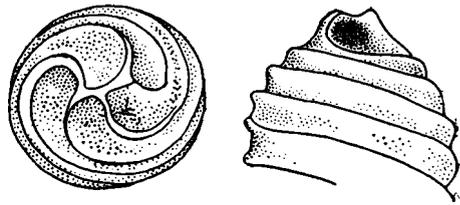
партекальцин в разных участках гирогонита является диагностическим признаком.

Измерения ширины и толщины необходимо производить в трех местах: на экваторе, на вершине и у основания. Естественно, что ширину партекальцин можно измерить на внешней поверхности гирогонита, толщину же только в сечении, перпендикулярном к поверхности.

Орнаментация гирогонитов. На поверхностях спиральных партекальцин иногда развиваются бугры, столбики или валики, называемые скульптурой или орнаментацией гирогонита. Наиболее распространена дополнительная орнаментация партекальцин в третичных гирогонитах. Ныне живущие харофиты орнаментации не имеют. В свое время орнаментация служила одним из важных диагностических признаков. Только на этом основании было выделено семейство *Kosmogyraceae* с двумя родами — *Kosmogyra* и *Kosmogyrella*. Пэк и Рекер (Peck a. Reker, 1947, 1948₁) и Грамба (1957) показали, что орнаментация не имеет значения для классификации и таксономии, так как появляется независимо от других морфологических признаков.

Особенности орнамента гирогонитов позволяют выделить подвиды и, в редких случаях, виды, но не имеют значения родового признака, хотя некоторые роды включают большинство видов с гирогонитами, снабженными орнаментом. По-видимому, разные формы орнамента имеют одно и то же происхождение.

Хорн аф Рантцин (1951, 1959₂) считает характерным для одних групп харофитов отсутствие орнаментации, а для других — преобладающие орнаментированные экземпляры. Таксономическое значение орнаментации некоторых групп харофитов не ясно, потому что различная орнаментация появляется у одного и того же орган-вида. Кроме того, «неспелые» гирогониты одного и того же орган-вида бывают гладкими, в то время как спелые хорошо орнаментированы, или наоборот. Один и тот же орган-вид может иметь как орнаментированные, так и гладкие «спелые» гирогониты (фиг. 21). Поэтому Хорн аф Рантцин считает, что важно выяснить тенденцию орган-рода к орнаментации,



Фиг. 22. Вершина. *Charites strobilocarpa* (Reid et Groves), Horn af Rantzien, близкая по строению к современным представителям рода *Chara*. $\times 50$

и приводит как пример орган-роды *Tectochara* и *Harrisichara*. Первый орган-род обычно гладкий, редко встречаются экземпляры со слабой орнаментацией, в то время как второй обладает тенденцией к сплошной орнаментации, хотя встречаются и гладкие экземпляры.

Некоторые формы внешней скульптуры характерны для ряда орган-родов. Так, валики, расположенные поперек вогнутых спиральных партекальцин, характерны для орган-рода *Rhabdochara*, а выступы в виде пеньков — для орган-родов *Microchara* и *Stephanochara*.

Таким образом, сама по себе орнаментация играет второстепенную роль, хотя у отдельных орган-родов преобладают экземпляры с дополнительной орнаментацией на партекальцинах.

Некоторые трихилиски имеют на вершине особые полые бугорки. Пэк и Крофт принимают их за остатки обызвествленной коронки и считают признаком подрода *Karpinskya*.

Вершина гирогонита, или апикальный полюс. Форму вершины, или апикального полюса, гирогонита следует рассматривать в вертикальном и в горизонтальном положении. Структура и форма вершины может быть различной и представляться при взгляде сбоку заостренной — конусообразной, закругленной, уплощенной, снабженной посередине цилиндрическим горлышком, конусовидным или пирамидальным сооружением. Спиральные партекальцины могут сходиться на вершине в одной точке или вокруг отверстия или соприкасаться своими концами таким образом, что места стыка их концов образуют ломаную линию (фиг. 22). Спиральные партекальцины у вершины могут изменять первоначальное направление, благодаря чему образуется та или иная форма вершины — пониженная (депресссионная) зона по краю вершины, заостренный носик, бугорки и т. п. Наконец, на вершине могут располагаться особые вершинные партекальцины, в которые упираются концы спиральных партекальцин (фиг. 37, б). Во многих случаях структура апикального полюса обуславливает образование широкого отверстия при разрушении центральной части вершины вследствие слабого обызвествления и прорастания ооспоры или наличия крышечки из вершинных партекальцин (фиг. 37, в).

Все эти случаи привели исследователей к выводу о том, что структура вершины является важным родовым признаком.

Вначале вершину гирогонитов не описывали и большей частью не изображали, отмечали лишь заостренность, закругленность или пригупленность ее. Между тем в последние годы (1950—1960) исследования харофитов привели к тому, что по разной структуре апикального полюса стали выделять роды и даже «семейства». У более древних

представителей харофитов количество спиральных партекальцин, их форма, распределение и способ завивания на гиругоните позволяют легко выделять семейства и «роды», в порядке же Charales, в особенности в сем. Characeae, важным отличительным признаком является характер вершины, или апикального полюса. С другой стороны, сохранность вершины и постепенные переходы от одной структуры к другой создают затруднения для четкого разграничения отдельных выделенных родов.

Вершина гиругонита у сем. Characeae образуется обычно пятью спиральными партекальцинами (кроме *Palaeochara*, у которой их шесть). Но последние исследования Грамба показали, что на вершине могут быть пять дополнительных неспиральных партекальцин, образующих крышечку, прикрывающую розеткообразное отверстие (фиг. 37, б).

При микроскопическом изучении шлифов *Tectochara merianii* Grambas я отмечал, что вершина гиругонита «имеет несколько иной характер, чем спиральные клетки, как по внешней форме, так и по внутренней структуре. По-видимому, основание коронулы составляют не концы спиральных клеток, а особо выделенная оогонием площадочка. Обычно последняя имеет вздутия, одно из которых иногда расположено в середине...» (Маслов, 1947, стр. 77). Теперь, благодаря многочисленным наблюдениям Хорна аф Рантцина, Грамба, Пэка и Мэдлера, на обширном и разнообразном материале палеозоя, мезозоя и кайнозоя можно проследить изменение спиральных партекальцин у вершины, образование вершинных бугров и выделение особых партекальцин, образовавших «вершинную крышечку», или «основание коронулы».

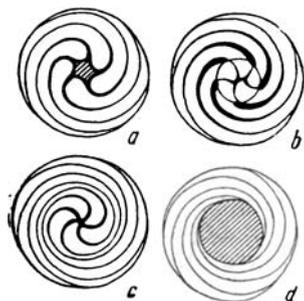
В современных харах остались лишь пять спиральных клеток. Ветвь харофитов, на которых развивались дополнительные вершинные партекальцины, вымерла в третичное время. Пять спиральных партекальцин мы находим у всех гиругонитов в подсемействе Charoideae. У ооспорангиев, имеющих две известковые оболочки — в виде утрикула и гиругонита, вершинная зона гиругонита образована довольно просто: она имеет отверстие в центре вершины; последняя или вытянута в виде горлышка (*Atopochara*), или заострена, или закруглена (*Clavator*, *Clavatorites*). При этом ширина спиралей и их характер не изменяются. У *Stellatochara*, которая по Хорну аф Рантцину, относится к сем. Clavatoraceae, гиругонит образован также резко вытянутой вверх вершиной из спиральных партекальцин, изменивших направление (от слабо наклонных к почти вертикальным). Они сходятся у довольно крупного отверстия. Необходимо отметить, что род *Lagynophora* имеет гиругонит графинообразной формы, с горлышком, напоминающим гиругониты рода *Atopochara*.

У подсемейства Charoideae на вершине гиругонита можно различить следующие элементы: 1) зону смыкания концов партекальцин, которые сходятся тем или иным способом у апикального полюса; 2) уменьшение или увеличение ширины и толщины партекальцин у полюса (в случае увеличения толщины наблюдаются вершинные бугры, образующие розетку); 3) уменьшение ширины партекальцин на периферии вершины; 4) уменьшение толщины партекальцин на периферии вершины, в результате чего может получиться депрессия в виде кольцевой бороздки вокруг центра вершины (центральной части зоны смыкания партекальцин). При изменении направления партекальцин и их расширении получается пирамидальное возвышение в центре вершины — или носик.

Многие исследователи (Мэдлер, Пэк и другие) придавали большое значение отверстию на вершине. На основании формы этого отверстия и структуры вершины было выделено особое подсемейство Aclistocharoideae (термин, просуществовавший несколько десятилетий). Мы рас-

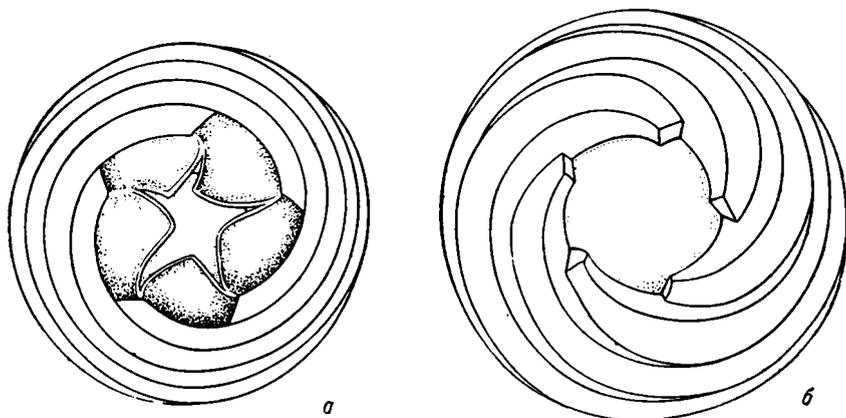
смотрим происхождение отверстий на вершине у современных харофитов.

У некоторых гиругонитов известковая оболочка на вершине иногда обламывается, так что получается правильное круглое отверстие с зубчиками или без них, при этом спирали утоняются и иногда выклиниваются на краю отверстия. Наличие такого отверстия Мэдлер считал характерным признаком подсемейства *Aclistocharoideae* (фиг. 23). Между тем у *Chara vulgaris* L. после прорастания ооспоры на вершине известковой оболочки получается такое же круглое отверстие (фиг. 24, а, б), отличающееся от отверстия в мембране. Грамба (1956₃) описывает процесс прорастания ооспоры у *Chara vulgaris* L. следующим образом: при прорастании ооспора разрывает мембрану на вершине ооспорангия, вследствие чего последняя получает форму звезды, в то время как при отламывании вершины кальцины образуется круглая крышка, почему и отверстие в известковой оболочке круглое. Часто концы мембраны выступают из отверстия известковой оболочки (фиг. 24, а). Очевидно, в начале прорастания вершина ооспоры, вздуваясь, давила на кальцину, в результате чего верхушка известковой оболочки отрывалась и образовывалось отверстие в виде правильного зазубренного круга. Таким образом, процесс прорастания у ныне живущих харофитов аналогичен такому же процессу у харофитов ископаемых. Поэтому форма отверстия гиругонита, получающегося после прорастания ооспоры, не может служить диагностическим признаком подсемейства или рода сем. *Characeae*. Только один



Фиг. 23. Различные вершины, объединявшиеся ранее в ископаемый «род» *Aclistochara* (схемы, по Mädler, 1952).

а — с порой; б — с крышечкой; в — со сужением и затем с расширением спиралей; д — выклиниванием спиралей (проросший ооспорангий)



Фиг. 24. Способ прорастания ооспоры у харофитов (по Grambast, 1956₃).

а — прорастание ооспоры у современной *Chara vulgaris* L. × 100. Вид сверху, снаружи видна кальцина, обломавшаяся в виде зубчатого отверстия, из-под нее выступает разорванная мембрана в виде звездочки (серое); б — открытая вершина гиругонита *Tectochara merianii* из миоцена Лиона. × 50

орган-род *Raskyella* имеет вершину с крышечкой из пяти особых верхушечных партекальцин, которые, отваливаясь, образуют розетковидное отверстие, легко отличимое от отверстий остальных родов харофитов (фиг. 37, б, в).

Хорн аф Рантцин (1959₂) разделил третичные харофиты подсемейства *Charoideae* по строению вершины их гирогонитов на ряд морфологических групп или, как он их назвал, «типов».

Мы прибавим к этим третичным орган-родам более древние, не указанные этим автором.

1. Хароидный тип. Для зоны периферии вершины (или «зоны растрескивания» Хорна) характерно заметное уменьшение ширины и различное уменьшение толщины партекальцин.

На периферии вершины видимая кольцевая депрессия отсутствует. Центр вершины слабо обызвествлен и розетка отсутствует (род *Chara* s. str., орган-род *Charites*, *Psilochara*, *Obtusochara*; фиг. 32).

2. Тектохароидный тип. В зоне периферии вершины заметно уменьшается ширина и толщина партекальцин. На периферии вершины видимая кольцевая депрессия отсутствует, но, чередуясь, расположены углубления, или «пазы», в спиральях. Центр вершины сильно обызвествлен и образует розетку (орган-роды *Tectochara*, *Nodosochara*, *Grambastichara*, *Maedlerisphaera*; фиг. 35, в — д; фиг. 37, е — з).

3. Бревихароидный тип. Для зоны периферии вершины характерно уменьшение ширины и присутствие заметной кольцевой депрессии, уменьшающая толщину партекальцин на периферии вершины. Центр вершины сильно обызвествлен и образует розетку (*Croftiella*, *Peckichara*, *Brevichara*, *Grovesichara*; фиг. 35, е — в).

4. Сферохароидный тип. В зоне периферии вершины наблюдается уменьшение толщины партекальцин, как правило, незначительное. Кольцевая депрессия отсутствует. Ширина партекальцин большей частью не изменяется. Центр вершины слабо обызвествлен и не образует розетки (орган-роды *Sphaerochara*, *Maedleriella*, *Stephanochara*, *Microchara*; фиг. 36, к, л; а — б, м — н).

5. Аклистохароидный тип. Для зоны периферии вершины характерно уменьшение ширины партекальцин, как правило, слабое, или же отсутствие такого уменьшения и заметное уменьшение толщины спиралей; нет заметной кольцевой депрессии. Центр вершины слабо обызвествлен и не образует розетки (орган-роды *Rhabdochara*, *Harrisichara*, *Raskyaechara*, *Praechara*; фиг. 36, з, и; фиг. 37, и — л).

6. Рашкиеллоидный тип. В зоне периферии вершины заметно уменьшается ширина и толщина партекальцин и наблюдается обрыв их. Центр вершины занят пятью отдельными вершинными партекальцинами, более тонкими, чем спиральные партекальцины, и, как правило, расположенными в виде розетки (орган-род *Raskyella*; фиг. 37, а, б, в).

7. Лагинофороидный тип. Зона периферии вершины неизвестна. Партекальцины с увеличенной толщиной на периферии, в центре вершины принимают вертикальное положение и образуют выступающую шейку вокруг узкого центрального канала (род *Lagynophora*). Форма гирогонита графिनovidная.

К этим типам необходимо добавить ряд морфологических типов, более древнего возраста, чем третичный.

8. Порохароидный тип. Смыкание на вершине осуществляется партекальцинами, без заметного уменьшения их ширины и толщины вокруг открытой поры (орган-роды *Porochara*, *Stellatochara*, *Clavatorites*; фиг. 36, е, ж).

9. Латохароидный тип. В зоне периферии вершины ширина и толщина партекальцин уменьшаются, наблюдается глубокая кольцевая борозда — депрессия. В центре вершины партекальцины, расширяясь, поднимаются вверх и образуют пирамидальное возвышение (орган-род *Latochara*; фиг. 35, о — н).

Возможно, что эволюция вершины от существования поры к исчезновению ее шла двумя путями. Палеозойские харофиты, гирогониты кото-

рых всегда имели апикальную пору, в мезозое стали сменяться гирогонитами, у которых пора прикрывалась концами утоняющихся и затем быстро расширяющихся и утолщающихся спиральных партекальцин. В результате образовались пять обособленных спиральных, розетковидных или неправильной формы партекальцин, которые сначала прикрывали только отверстие, а затем занимали в центре значительную часть вершины (*Raskyella*). Эта ветвь харофитов вымерла в третичное время. Другой способ прикрытия вершинной поры состоял в том, что концы спиральных партекальцин, не изменяя толщины, но увеличиваясь в ширину, замыкали отверстие, или сходясь по ломаной линии, или заостряясь в одной точке. Последний способ образования вершины сохранился до наших дней у родов современных *Charoideae*.

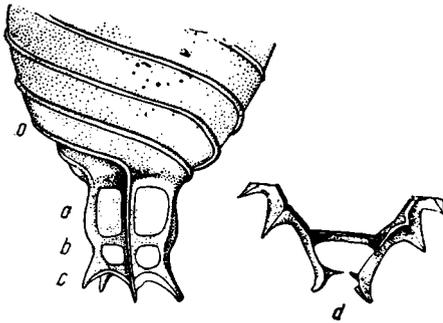
Базальная пластинка, ее положение и значение. Одним из первых исследователей, обнаруживших существование базальной пластинки у харофитов, был В. В. Степанов (1928), который у изучавшегося им гирогонита нашел пятиугольную пластинку. Он предположил, что она первоначально находилась в основании гирогонита, но ни изображения, ни точного ее положения не дал.

Позднее, независимо от этого исследователя, В. П. Маслов (1947), исследуя в шлифах в вертикальных сечениях *Tectochara merianii* Grambast, обнаружил базальную пластинку на месте первоначального ее положения. Она находилась внутри гирогонита и прикрывала сверху базальное отверстие. В дальнейшем некоторые исследователи находили базальную пластинку в гирогонитах харофитов (Croft, 1952; Mädler, 1955₂; Grambast, 1956₂, 1957; Horn af Rantzien, 1954, 1956₂, 1959₂; Рейтлингер и Ярцева, 1958). Грамба предпринял специальные исследования базальной пластинки у разных родов харофитов и установил, как особый родовой признак, морфологическую форму базальной пластинки (выделенной из гирогонита).

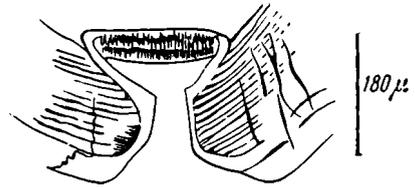
Базальная пластинка расположена в основании гирогонита, с внутренней стороны. У некоторых современных форм в основании ооспорангия с внешней стороны существует особый аппарат, называемый иностранными авторами «клеткой» (cage) или «когтями» (claws), а Л. К. Красавиной (1960) — «корзинкой». Первый термин неприемлем, так как это слово обозначает также и растительную клетку. Второй и третий термины не соответствуют форме образования. Поэтому лучше назвать этот аппарат «базальным отростком», в том случае, когда он выступает от основания гирогонита. Базальный отросток в виде решетки у *Chara hispida* обызвествлен, хорошо развит и состоит из трех частей, в которых помещаются три растительные клетки. Первая часть, верхняя полость, — наибольшая (фиг. 25, а); в ней находилась базальная клетка, соседняя с ооспорой. В этой клетке, по мнению Грамба, происходит отложение базальной пластинки. Ниже расположена узловатая клетка (фиг. 25, б), а еще ниже лежит черешковая клетка, вокруг которой образуется известковая базальная воронка. По Хорну аф Ратниццу (1959₃), в отложении известки принимает участие лишь узловатая клетка.

В гирогонитах других харофитов базальный отросток часто отсутствует, а полости расположены внутри стенки основания гирогонита, между сходящимися концами партекальцин. Так, у *Chara escheri* из олигоцена — миоцена базальные полости сливаются в форме двух воронок; одна из них открыта внутрь гирогонита, и другая — наружу. У *Tectochara merianii* Grambast базальная пластинка, лежащая у основания внутренней полости гирогонита, ограничивает сверху базальную полость, продолжающуюся вниз в виде раструба-воронки; открытой наружу (фиг. 26). У девонского рода *Chovanella* базальная пластинка замыкает внутреннюю полость гирогонита, отделяя ее от широкой базальной полости.

По исследованиям Грамба, базальная пластинка у разных родов имеет различный морфологический облик. Она бывает плоской, утолщенной, пирамидальной и вертикально вытянутой (в этих случаях она,



Фиг. 25. Базальные выросты в основании ооспорангия современной *Chara hispida* L., наружный вид.
o — стенка ооспорангия; a, b, c — выросты, $\times 100$ (по Grambast, 1956); d — разрез, $\times 57$ (по Grambast, 1956; Croft, 1952)

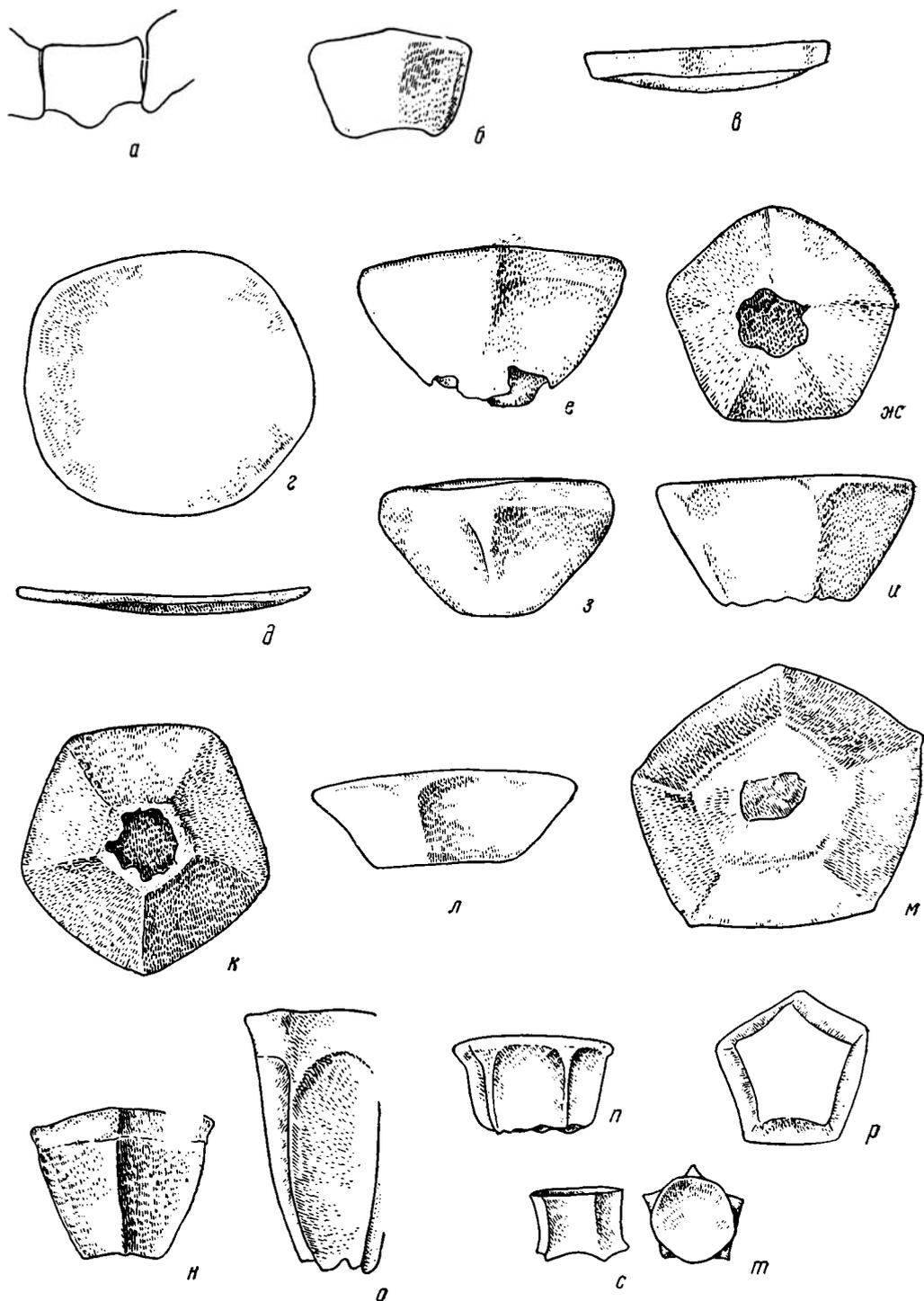


Фиг. 26. Положение базальной пластинки, прикрывающей базальную пору у *Tectochara merianii*. Видна «штриховка» концов спиральных партекальцин. (Зарисовка В. П. Маслова)

собственно, не является пластинкой, и английские авторы употребляют для ее обозначения термин «plug», т. е. «затычка» или «пробка», но Грамба все же сохраняет термин «пластинка»). Грамба в специальной работе (1956₂) описывает форму базальной пластинки. Он считает, что эта пластинка находится в основании гирогонита и является хорошим диагностическим признаком для некоторых родов харофитов. Так, у ископаемых и современных форм рода *Chara* и орган-рода *Maedleriella* базальная пластинка имеет форму усеченной пентагональной пирамиды, в некоторых случаях довольно высокой, с плоской верхней и вогнутой нижней поверхностью. У орган-родов *Tectochara* и *Harrisichara* базальная пластинка тонкая, со слабовогнутой верхней и выпуклой нижней поверхностью. У орган-рода *Rhabdochara* она несколько толще, с вогнутой нижней поверхностью. *Brevichara* (= *Brachychara-Gyrogona*) имеет вытянутую вверх базальную пластинку, которая, по существу, уже не имеет формы пластинки, а представляет собой суженную вниз пирамиду с острыми ребрами. Она часто состоит из двух слоев, легко отделяющихся один от другого.

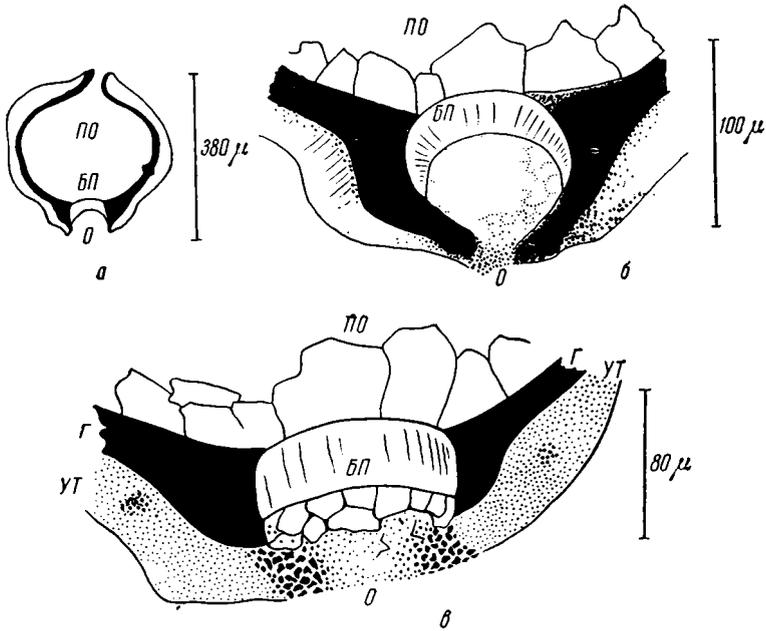
У орган-рода *Sphaerochara* базальная пластинка представлена низкой призмой, грани которой слабо вогнуты. Ее верхняя, гладкая, вогнутая или плоская поверхность имеет вид закругленного пятиугольника или диска, а нижняя — образует пятиугольную звездочку. В гирогоните эта звездочка находится на уровне его внешней поверхности и плотно закрывает базальное отверстие (фиг. 27). У сем. Pogocharoideae базальной пластинки не обнаружено. У *Nitella* нижнее отверстие закрывается тремя специальными «клетками» разной величины, не зависящими от партекальцин. У *Maedleriella* базальная пластинка толстая, слабовогнутая.

Базальная пластинка у хованелл немного отличается от базальной пластинки Charaeae. Из шлифового материала, любезно переданного мне М. В. Ярцевой, видно, что хованеллы имеют двуслойную известковую оболочку: внешнюю, светлую (утрикул), и внутреннюю, темную, сложенную палетиморфным карбонатом, вероятно, с примесью органического вещества (гирогонит?) (фиг. 28, a). Базальная пластинка расположена в основании, между расширенными окончаниями стенок темной



Фиг. 27. Разные формы базальной пластинки (по Grambast, 1956₂). Вид сбоку и снизу. а — *Maedleriella ulmensis* (Straub.) Horn of Rantzien, схема в разрезе; б — *Chara hispida* L. в — *Tectochara merianii*; з и о — *Harrisichara tuberculata* (Lyell), $\times 173$; е, ж, з — *Rhabdochara langeri* (Etting), $\times 250$, ж — вид снизу; и, к — *Pechichara torulosa* (Dollfus et Fritel), $\times 250$; л, м — *Pechichara varians* Grambast, $\times 250$; н — *Brevichara medicaginula* (Lam.), $\times 173$; о — *B. archiaci* (Watt.), $\times 170$; п, р — *Maedleriella manganoti* Grambast, $\times 250$; с, т — *Sphaerochara granulifera* (Heer), $\times 160$

оболочки (гирогонита?) Эти окончания образуют выступающий вниз вырост в виде короткой и широкой трубки. Внешняя, светлая оболочка (утрикул) охватывает эту трубку, оставляя довольно широкое отверстие внизу. Базальная пластинка находится на самом верху этого базального



Фиг. 28. Сечения через хованеллы.

а — вертикальное осевое сечение *Chovanella* sp. в шлифе (зрисовки В. П. Масло-ва) видна двуслойная известковая оболочка различной прозрачности; б — немного косое сечение через основание *Chovanella* sp.; в — осевое сечение основания *Chovanella samoilovi* Reitlinger et Jarzeva; БП — базальная пластинка; Г — гирогонит, УТ — утрикул; О — базальное отверстие; ПО — полость ооспоры, занятая вторичным карбонатом

образования и имеет вид перевернутого вверх дном блюдца. Она сложена светлым прозрачным кальцитом и имеет поперечную редкую штриховку, присутствие которой можно объяснить как появление трещинок между кристаллами. В скрещенных николях закономерное затухание не наблюдается, но в некоторых случаях можно увидеть отдельные длинные кристаллы, вытянутые поперек пластинки. Верхняя поверхность базальной пластинки — выпуклая вверх (в виде дуги) и вдается в полость ооспоры. Нижняя поверхность вогнута вверх почти параллельно верхней поверхности. Толщина пластинки 28—40 м, ширина 90—100 м (у *Chovanella samoilovi* Reitlinger et Jarzeva — 40×100 м). Эти данные предварительные, так как орган-род *Chovanella* еще слабо изучен (фиг 28, а—в).

Отсутствие базальной пластинки у многих харофитов может быть связано с ее малой толщиной и легким исчезновением при плохой сохранности гирогонита. С другой стороны, наличие базальной пластинки приближает девонский род *Chovanella*, внешне сильно отличающийся от Characeseae, к современным харофитам.

Размеры базальной пластинки у разных видов значительно колеблются: ширина — от 40 м (*Charites minutissima*) до 290 м (*Tectochara palaeohungarica* Rasky), толщина — от 20 м (*Tectochara merianii* Gramb.) до 130 м (*Brevichara* sp.)

Отношение ширины к толщине может служить специфическим видовым признаком, в особенности для третичных харофитов. Это отношение в изученных формах колеблется от 0,75 до 9,5.

Изучение базальной пластинки производится различными способами: в продольном сечении (Маслов, Horn af Rantzien, Croft); при выделении из гирогонита (Grambast). Хорн аф Рантцин (1959₁) сомневается в большом таксономическом значении базальной пластинки. Его работы по изучению ныне живущих харофитов показали, что толщина пластинки зависит от степени обызвествления («зрелости») ооспорангия. Он считает, что измерение и изучение базальной пластинки у ископаемых форм имеет значение для дальнейших исследований. Необходимо отметить, что толщина партекальцин также является функцией обызвествления («зрелости») ооспорангия, однако Хорн аф Рантцин пользуется им как диагностическим признаком. Так как при изучении ископаемых харофитов мы имеем дело главным образом со зрелыми и оплодотворенными экземплярами, то и кальцина и базальная пластинка могут служить в известной мере диагностическими признаками, но строить таксономию только по этим признакам, конечно, нельзя. Кроме того, Хорн аф Рантцин в той же работе указывает на процесс обызвествления как на кратковременный. Базальная пластинка орган-рода *Tectochara* всегда тонкая, на чем настаивают и другие исследователи. Таким образом, как размеры гирогонита, так и толщина базальной пластинки колеблются в определенных пределах, и эти пределы могут служить родовым признаком.

Базальная пора. Как указано выше, базальная пора замыкается с внутренней стороны гирогонита базальной пластинкой. Иногда эта пластинка играет роль «пробки», проникая в базальную пору на разную глубину. В орган-роде *Maedleriella lavocati* Grambast базальная пластинка достигает внешней поверхности гирогонита и видна снаружи. Но обычно базальное отверстие открывается в пору, иногда сложного строения, которая дает ряд признаков родового или видового значения. Базальная пора открывается на внешней поверхности гирогонита в виде отверстия или в виде углубления «кратеровидной», «воронкообразной», «пирамидальной» формы, переходящего в цилиндрическую или призматическую пору. Иногда строение базальной поры сложнее, и в продольном сечении можно наблюдать «внутреннюю камеру», или «базальную полость, по-видимому, представляющую обызвествленную поверхность базальной или узловой клетки (орган-род *Chovanella*).

Исследовать базальную пору необходимо не только в продольном сечении, но и с поверхности гирогонита, так как в продольном сечении невозможно отличить цилиндр от призмы и конус от пирамиды.

Оболочки ооспоры (спорины, или мембраны). У ныне живущих харофитов эктоспорина, как это указывалось выше, имеет ряд признаков, которые могут считаться видовыми. В ископаемом состоянии в большинстве случаев спорина не сохраняется, но иногда ее можно выделить, и известны примеры ее хорошей сохранности. В. В. Степанов (1928) описал мембрану у сарматских харофитов, выделенную им из гирогонита. Крофт (1952, стр. 203—205) сравнивал мембрану нижнедевонского трохилиска с оболочками ооспор современных хар. Наконец, Хорн аф Рантцин (1957, 1959₃) указал ряд ископаемых спорин, выделенных им из гирогонитов.

Эктоспорина обладает твердой пробковой структурой и имеет внешний рельеф, который может быть сведен к нескольким типам. Если максимальная высота отдельных скульптурных элементов, видимых сбоку, меньше их двойного малого диаметра, то различают зернистую структуру (максимальная высота менее 1 μ) и бугорчатую структуру (максимальная высота более 1 μ). Если же максимальная

высота больше двойного малого диаметра скульптурных элементов, то получается сетчатая структура. Встречаются также комбинированные структуры — зернисто-сетчатая и бугорчато-сетчатая. Наконец, бывает и гладкая структура (без рельефа).

Толщина всех органических оболочек харофитов является важным признаком при их изучении и колеблется от одного до нескольких микрон.

Для изучения эктоспорины необходимо предварительно растворить закрывающую ее кальцитовую оболочку в 5%-ной соляной кислоте. Затем, промыв мембрану в воде, можно сделать препарат в желатине.

4. СРАВНИТЕЛЬНАЯ ОЦЕНКА ДИАГНОСТИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

У некоторых родов харофитов гирогониты и утрикулы имеют характерную форму. Гирогониты у орган-родов часто различаются лишь деталями формы.

Размеры гирогонитов в некоторых случаях служили родовым признаком. Так, род *Tolypella* выделяли по малой величине органов размножения, но сомнительно, чтобы по этому признаку, без наличия коронки с 10 клетками, можно было выделять орган-род.

Гирогониты длиной 500—700 μ относятся к гирогонитам средней величины; крупными надо считать гирогониты, имеющие в длину более 700 μ , а мелкими — меньше указанных размеров.

Размер гирогонита, за некоторыми исключениями, может быть видовым признаком.

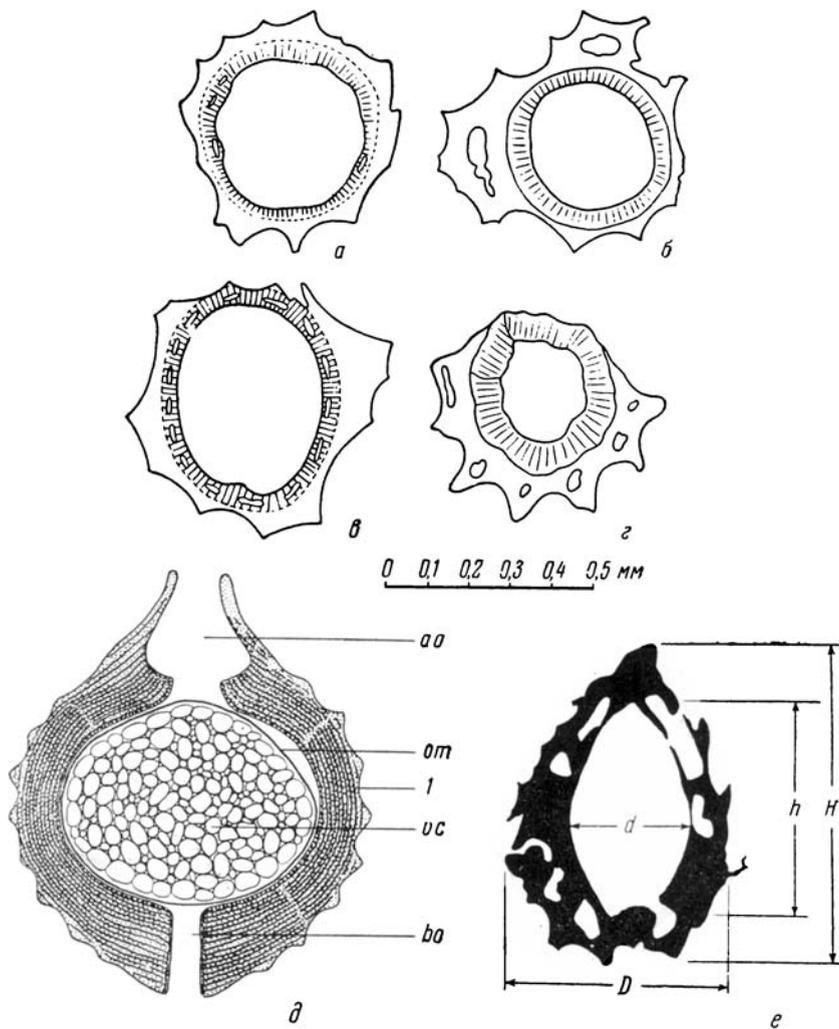
В дальнейшем партекальцины (как спиральные, так и вершинные) при условии их изучения в шлифах, видимо, могут служить важным видовым и родовым признаком. По толщине и микроскопической структуре партекальцин можно различать гирогониты одинакового наружного облика. На настоящей стадии изучения харофитов эти признаки не являются решающими. Хорн аф Рантцин (1959₂), изучая третичные харофиты, останавливался на этом вопросе, но его сравнительная оценка может считаться лишь предварительной.

Структуры вершин являются решающим признаком для выделения орган-родов третичных харофитов, но теряют свое значение, если на вершине отломалась крышечка (что представляет обычное явление для мезозойских гирогонитов). В этом случае только у некоторых орган-родов (*Raskyella*) апикальное отверстие имеет своеобразную форму.

Базальная пластинка также имеет большое значение — для установления ориентировки гирогонита и как один из родовых признаков. К сожалению, базальная пластинка не всегда сохраняется, в особенности в мезозойских гирогонитах. Кроме того, она в «неспелых» (слабо обызвествленных) гирогонитах может быть очень тонкой и не всегда сохраняется в ископаемом состоянии, однако в третичных гирогонитах она обнаружена почти во всех орган-родах.

Базальное отверстие, или пора, представляет также важный диагностический признак, позволяющий различать формы отверстия у поверхности гирогонита (воронковидное, кратеровидное, пирамидальное) и самой поры.

Остатки спорины обычно не обызвествлены и выделяются из гирогонита при растворении известковых оболочек в слабых кислотах. При хорошей сохранности они представляют диагностический интерес, и их следует описывать, но, к сожалению, они довольно редко сохраняются и поэтому, не имея универсального значения для ископаемых харофитов, играют роль дополнительных признаков, которыми трудно пользоваться при сравнении. Хорн аф Рантцин (1957, 1959_{2,3}) посвятил



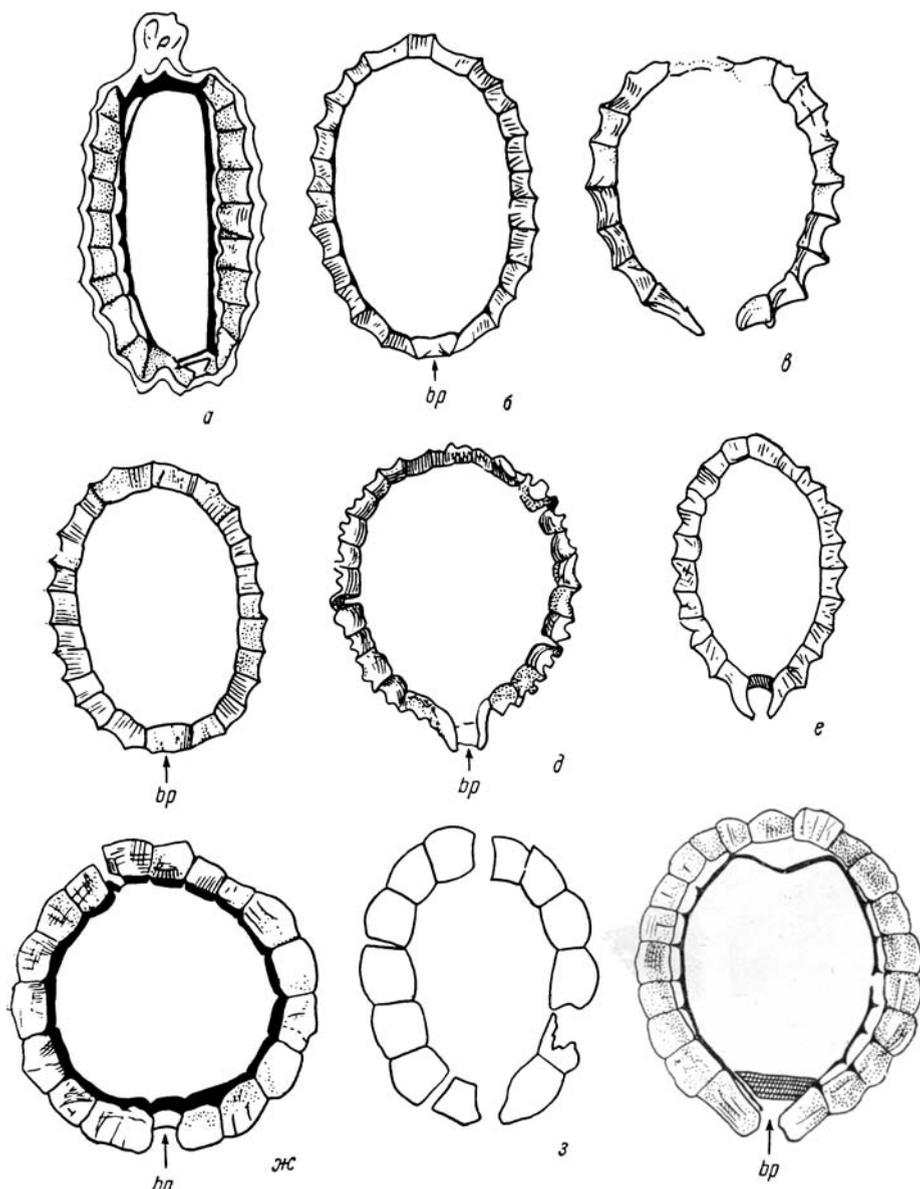
Фиг. 29. Сечения через трохилиски и плоды клаваторов

a — c — поперечные сечения через гирогонит (заштриховано) и утрикул *Clavator reidii* Groves (по Carozzi, 1948); *d* — осевое сечение-реставрация *Trochiliscus podolicus* Croft, \times около 90; *ao* — апикальная пора; *om* — ооспоровая мембрана; *l* — кальцина; *uc* — ячеистая масса; *bo* — базальная пора; *e* — неизвестный харофит из палеогена Ферганы (*Clavator?*); *H* — высота или длина утрикула (?); *h* — длина ооспоры; *D* — ширина утрикула (?); *d* — ширина ооспоры. (Зарисовка В. П. Маслова)

значительное число страниц описанию и сравнению экзоспорин — главным образом третичных, юрских и современных харофитов.

Необходимо добавить, что у различных исследователей признаки имеют неодинаковое значение. Если прежние исследователи (до 1947 г.) придавали значение внешнему виду, числу спиралей гирогонита, видимых сбоку, размерам и т. п., то современные авторы детальнейшим образом изучают вершину и основание (Mädler, Grambast), а некоторые (Horn af Rantzien, Croft, Маслов) исследуют сечения в шлифах и детали анатомического строения. По-видимому, в дальнейшем все большую роль будет играть изучение сечений гирогонитов.

Как пример эволюции взглядов на роль того или иного признака можно привести изменение оценки значения вершинного отверстия,

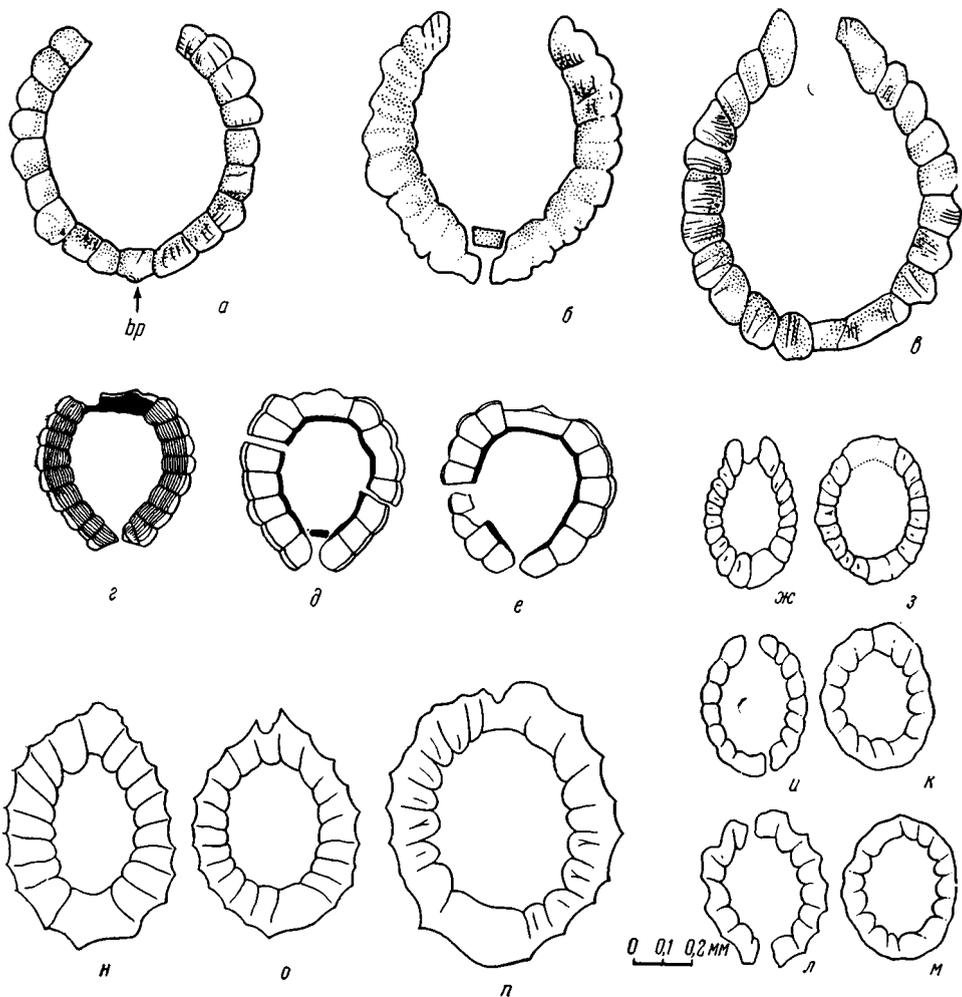


Фиг. 30. Осевые сечения через гирогониты (по Horn af Rantzien, 1959)

а — современная *Lamprothamnium macropogon* (Ophe), $\times 58$; б — *Charites molassica* (Straub.), $\times 80$; в — *Rhabdochara krauseli* (Rasky), $\times 40$; г — *Croftiella ovalis* (Mädler), $\times 84$; д — *Harri-sichara vasiiformis* (Reid et Groves), $\times 80$; е — *Grambastichara cylindrica* (Mädler), $\times 63$; ж — *Brevichara bordlensis* Horn af Rantzien, $\times 40$; з — *Grovesichara distorta* (Reid et Groves), $\times 50$; bp — базальная пластинка, и — *Tectochara palaeohungarica* (Rasky), $\times 40$

которое бывает случайным, когда вершина проломлена. Но такие гирогониты с проломленной вершиной даже Мэдлер принимал за признак рода *Aclistochara*. Теперь ясно, что гирогониты с проломленной вершиной не определимы, кроме орган-рода *Raskyella*.

Для описания новых видов большое значение имеет массовость материала. При детальном описании исследователи 50-х годов (Horn af Rantzien, Mädler, Grambast, Tongiorgi) пользовались статистическим подсчетом для составления диаграмм, характеризующих величину и



Фиг. 31. Осевые сечения через гирогониты

bp — базальная пластинка; а — *Maederisphaera ulmensis* (Stranb.), $\times 64$; б — *Nodosochara clivulata* (Peck et Reker), $\times 54$; в — *Stellatochara höllvicensis* Horn af Rantzien, $\times 70$ (no Horn af Rantzien, 1959); г — е — *Tectochara marianii* Grambast (no Маслоу, 1956); ж — м — *Clavator reidii* Groves (no Carozzi, 1948); н — п — *Perimneste horrida* Harris (no Carozzi, 1948)

форму гирогонитов какого-нибудь нового вида. Такие диаграммы и пределы величин позволяют в дальнейшем определить и отдельные гирогониты (см. раздел «Изучение популяций...», стр. 74).

Описания видов, сделанные на малом количестве экземпляров, Хорн аф Рантцин выделяет как «недостаточно изученные», так же как и виды, у которых не изучена анатомия внутренней структуры. В дальнейшем при изучении массового материала они должны быть подвергнуты переоценке.

Таким образом, важнейшими родовыми признаками гирогонитов являются:

- 1) наличие или отсутствие утрикула,
- 2) направление (правое или левое) завивания спиральных партекальцин и их число,
- 3) структура вершины и основания,
- 4) преобладающая форма.

Для установления видовых признаков измеряются следующие элементы:

- 1) величина гиригонита и ооспоры,
- 2) форма гиригонита,
- 3) форма вершины и ширина партекальцин,
- 4) форма основания и ширина партекальцин,
- 5) величина поры основания и вершины,
- 6) количество витков спиралей, видимых сбоку,
- 7) угол, образуемый краем партекальцин с экваториальной плоскостью,
- 8) ширина партекальцин у экватора,
- 9) толщина партекальцин у экватора на вершине и у основания,
- 10) форма базальной пластинки и базальной поры,
- 11) форма и размеры скульптурных элементов,
- 12) толщина и скульптура мембран.

Хотя некоторые исследователи (Хорн аф Рантцин) включают в число признаков для определения вида также цвет гиригонита, но так как цвет в большинстве случаев зависит от вторичных причин (ожелезнение, пиритизация и т. п.) и определяет форму сохранности гиригонита, то он не может быть использован для характеристики вида. Мне кажется, что окраску гиригонитов, если указывать, то лишь в разделе «Фоссилизация», а не в описании вида.

В последнее время приобрело особое значение определение харофитов в шлифах. Неориентированные шлифы не позволяют определять мелкие таксономические единицы без знания специфических особенностей видов. Первые попытки определения харофитов до семейства в шлифах известняков сделал Пиа (Brückner a. Pia, 1935). Очень удачно Кароцци (Carozzi, 1947) описал по шлифам харофиты, относящиеся к роду *Clavator*, из юрских отложений Швейцарии (рис. 29). Это удалось сделать благодаря хорошей работе Т. Гарриса (T. Harris, 1939), описавшего этот род как с поверхности, так и в сечениях. Специфический характер узлов вегетативной части и утрикула, покрывающего гиригонит, позволил Кароцци определить тот же вид, что был описан Гаррисом. Сейчас эта работа является исключением, но в будущем, когда накопится достаточно материала по разрезам известковых оболочек харофитов, такие определения станут более частыми.

В известняках Ферганы и Таджикской депрессии я также неоднократно встречал известковые оболочки плодов харофитов. Большая часть их относилась, по-видимому, к сем. *Chagaseae*, но в одном разрезе параллельно продольной оси плода видна была двойная оболочка, что, может быть, указывает на наличие утрикула. К сожалению, в известняках из этих районов известь оболочки превратилась в бесструктурный пелитоморфный карбонат, почему трудно было отличить утрикул от гиригонита (фиг. 29, *e*). При некотором навыке, по характерной форме сечений спиральных партекальцин можно с уверенностью определять гиригониты харофитов (как «харофиты»). В дальнейшем наш опыт расширится и можно будет некоторые характерные харофиты определить до той или иной таксономической единицы.

Как доказательство такой возможности и как дополнительный признак для родовой характеристики мы приводим ряд зарисовок с ориентированных шлифов некоторых родов семейств *Chagaseae* и *Clavatoraceae* (фиг. 30 и 31).

ПРИНЦИПЫ КЛАССИФИКАЦИИ ИСКОПАЕМЫХ ХАРОФИТОВ

Исследования последних лет показали, что для выделения групп харофитов целесообразнее использовать данные о строении женского органа размножения, а не форму слоевища. В особенности это относится к ископаемым харофитам, в которых сохраняются части известковой оболочки ооспорангия. Благодаря этому обстоятельству были выделены виды, роды, подсемейства, семейства и порядки обширной группы харофитов. Значительное количество деталей в ископаемой известковой оболочке позволяет классифицировать харофиты.

Пиа предложил одну из первых классификаций ископаемых харофитов (приведена в главе I настоящей работы, стр. 9). Эту же классификацию сохранил и Гровз (Groves, 1933, стр. 8):

- A. Истинные харофиты (Charophyta).
 - 1. Characeae
 - a. Nitelleae (*Nitella*, *Tolypella*).
 - b. Chareae (*Chara*, *Tolypellopsis*).
 - c. Lagynophoreae (*Lagynophora*).
 - d. Гипстетические роды ископаемых Characeae (*Characeites*, *Gyrogonites*, *Kosmogyra*, *Kosmogyrella*).
 - 2. Palaeocharaceae (*Palaeochara*).
 - 3. Clavatoraceae (*Clavator*).
- Б. Сомнительные харофиты (ископаемые).
 - Palaeonitella*, *Trochiliscus*, *Sycidium*.

Пэк (Peck, 1946, стр. 276) классифицирует ископаемые харофиты по органам плодоношения, группируя их в четыре семейства: 1) Characeae, 2) Clavatoraceae, 3) Trochiliscaceae и 4) Sycidiaceae. В 1953 г. (Peck, 1953, стр. 225) он уже привел более дробную классификацию Мэдлера (Mädler, 1952), которую мы и приводим.

Класс Charophyta Мэдлер разделяет на три порядка:

- 1. Sycidiales Mädler, 1952.
 - Fam. Sycidiaceae (Karpinsky, 1906) Peck, 1934.
 - Genus *Sycidium* Sandberger, 1849.
- 2. Trochilisciales Mädler, 1952.
 - Fam. Trochiliscaceae (Karpinsky, 1906) Peck, 1934.
 - Genus *Trochiliscus* Karpinsky, 1906.
- 3. Charales Mädler, 1952.
 - Fam. Palaeocharaceae Bell, 1922.
 - Genus *Palaeochara* Bell, 1922.
 - Fam. Clavatoraceae Reid et Groves, 1916.
 - Genus *Clavator* Reid et Groves, 1916.
 - » *Atopochara* Peck, 1937.
 - » *Perimneste* Harris, 1939.
 - Fam. Lagynophoraceae Stache, 1880.
 - Genus *Lagynophora* Stache, 1880.
 - Fam. Characeae L. Cl. Richard, 1815.
 - Subfam. Aclistocharaeae Peck, 1937.
 - Genus *Aclistochara* Peck, 1937.
 - Subfam. Kosmogyreae Stache, 1889.
 - Genus *Kosmogyra* Stache, 1889.

- Genus *Kosmogyrina* Mädler, 1952.
 Subfam. Nitelleae Leonhardi, 1863.
 Genus *Nitella* (Agarth, 1824) Braun, 1897.
 » *Tolypella* (Braun, 1849) Leonhardi, 1863.
 Subfam. Chareae Leonhardi, 1863.
 Genus *Obtusochara* Mädler, 1952.
 » *Sphaerochara* Mädler, 1952.
 » *Chara* Vaillant, 1719.
 » *Nitellopsis* Hy, 1889.
 » *Lamprothamnus* (Braun, 1876) Nordstedt, 1882.
 » *Lychnothamnus* (Puprecht, 1846) Leonhardi, 1863.
 ? «*Charina*» Filarsky et Allen, 1937.
 Сомнительные роды, у которых известны лишь вегетативные части:
Palaeonitella Kidston et Lang, 1921.
Charaxis Harris, 1939.

Как мы увидим ниже, эта классификация не просуществовала и восьми лет — уже устарела.

Классификация современных форм харофитов возможна также на основе изучения ооспорангий и их известковых оболочек, что показал в специальных работах Хорн аф Рантцин (Horn af Rantzien, 1956, 1959₃, фиг. 32). Но поскольку такая классификация основана только на изучении органа размножения, выделенные группы могут быть обозначены (по Хорну) морфологическими типами, роды — орган-родами, виды — орган-видами. В случаях, когда орган размножения непосредственно связан с вегетативными частями (как это наблюдалось в некоторых ископаемых образцах: *Clavator* Harris, 1939; *Chara sausari* Sahnj et Rao, 1943; *Lagynophora* Stache, 1889; и т. п.), приставку «орган» надо исключить. Мне кажется, что для удобства использования данной классификации следует ввести более общий термин, чем орган-род, например орган-триба или орган-группа¹, так как некоторые орган-роды невозможно различать без изучения их анатомии. Между тем морфологические типы или орган-группа могут быть характерны для узких или широких стратиграфических единиц, что важно знать при определении возраста пород.

Мы уже касались выше, при рассмотрении одного из главных диагностических признаков — вершины гирогонита — разбивки на «морфологические типы», предложенной Хорном аф Рантцином (стр. 34). Можно принять пока эту разбивку на орган-группы, объединяющие ряд орган-родов.

Необходимо заметить, что правое или левое завивание спиральных партекальцин, наличие утрикула, количество спиральных партекальцин у мезо-кайнозойских харофитов являются настолько четкими и резкими отличиями, что мы, несмотря на то, что имеем дело только с одним органом размножения, можем с уверенностью опеделить порядки и семейства. Формально, может быть, этого делать и нельзя, поскольку неизвестны вегетативные органы, но вряд ли наличие этих органов что-нибудь существенно изменило бы. В самом деле, раз самым изменчивым и решающим признаком является женский орган размножения (а это доказал Хорн аф Рантцин и для современных родов), почему на основании его мы не можем выделить порядки, семейства и подсемейства? В данном случае логика требует устранения формальных причин. В качестве более мелких таксономических единиц (триба, род, вид) из осторожности можно принять предложенные Хорном аф Рантцином термины «орган-группа», «орган-род», «орган-вид», так как очень тонкие различия отвечают более широким или более узким объемам, чем современные виды и роды. Но что касается, например, трохилисков с левым

¹ Объяснение терминов «орган-вид», «орган-триба», «орган-группа», см. в главе VIII, стр. 88.

завиванием спиральных партекальцин и других харофитов с правым их завиванием, то мы не ошибемся, если поместим их в два разных порядка (Trochiliscales и Charales) каковы бы ни были их вегетативные части. То же можно сказать относительно семейств Clavatoraceae и Characeae.

Ревизия описаний видов и родов ископаемых харофитов, предпринятая сначала Мэдлером, затем Грамба и продолженная Хорном аф Рантцином (см. гл. I), нарушила всю прежнюю систему классификации ископаемых харофитов и лишила возможности определять большинство харофитов (мезо-кайнозойского времени) без детального анализа прежних описаний. Совершенно очевидно, что выделение новых орган-родов и орган-видов из прежнего (ископаемого) «рода» *Chara* и изъятие из классификации некоторых родов, виды которых имеют неустойчивые признаки (а не только роды — *Kosmogyna* и др.), необходимо для создания более дробной системы, более чуткой к стратиграфическим изменениям, чем ранее существовавшая. Но, с другой стороны, мы должны дать себе отчет в том, что всякая работа по определению харофитов связана с углубленными исследованиями и требует значительной затраты труда.

Мы предлагаем рабочую классификацию, которая в дальнейшем, по мере накопления новых фактов, будет исправляться. Как увидим, семейство Lagunophoraceae, два подсемейства — Aclistocharoidae и Kosmoguidoae, ряд родов и порядок Sycidiales исключены совсем на основании работ Грамба, Хорна аф Рантцина и В. П. Маслова (1961).

Тип Charophyta

Класс Trochiliscophyceae cl. nov.

Порядок Trochiliscales Mädlер, 1952.

Семейство Trochiliscaceae Karpinsky, 1906.

Орган-род *Trochiliscus* Karpinsky, 1906.

Орган-подрод *Eotrochiliscus* Croft, 1954.

» *Karpinskya* Croft, 1954.

Класс Charophyceae cl. nov.

Порядок Clavatorales ord. nov.

Семейство Clavatoraceae Reid et Groves, 1916.

Род *Clavator* Reid et Groves, 1916.

» *Perimneste* Harris, 1939.

» *Laginophora* Stache, 1880.

» *Echinochara* Peck, 1957.

Орган-род *Anomalochara* Maslov, 1961.

» *Atopochara* Peck, 1937.

» *Clavatorites* Horn af Rantzien, 1954.

» *Flabellochara* Grambast, 1959.

» *Stellatochara* Horn af Rantzien, 1954.

» *Nodosclavator* Maslov, 1961.

Порядок Charales Mädlер, 1952.

Семейство Eocharaceae Grambast, 1959¹.

Орган-род *Eochara* Choquette, 1956.

Семейство Palaeocharaceae Bell, 1922.

Орган-род *Palaeochara* Bell, 1922.

Семейство Characeae L. Richard, 1815.

Подсемейство Charoideae subfam. nov.

Триба Nitelleae Leonhardi, 1863.

Род *Nitella* (Agardh, 1824) Braun, 1897.

¹ Это семейство может быть объединено с сем. Palaeocharaceae.

- Род *Tolypella* (Braun, 1849) Leonhardi, 1863.
 Триба Chareae Leonhardi, 1863.
 Род *Chara* Linneus, 1754.
 » *Lamprothamnium* (Braun, 1876) Nordstedt, 1882.
 » *Lychnothamnus* (Ruprecht, 1846) Leonhardi, 1863.
 » *Protochara* Womersley et Ophel, 1947.
 Орган-род *Obtusochara* Mädler, 1952.
 » *Psilochara* Grambast, 1959.
 » *Charites* Horn af Rantzien, 1959.
 Орган-группа Tectochareae.
 Орган-род *Grambastichara* Horn af Rantzien, 1959.
 » *Maedlerisphaera* Horn af Rantzien, 1959.
 » *Nodosochara* Mädler, 1955.
 » *Tectochara* L. et N. Grambast, 1954.
 Орган-группа Brevichareae.
 Орган-род *Brevichara* Horn af Rantzien, 1956.
 » *Croftiella* Horn af Rantzien, 1959.
 » *Grovesichara* Horn af Rantzien, 1959.
 » *Peckichara* L. Grambast, 1957.
 Орган-группа Sphaerochareae.
 Орган-род *Maedleriella* L. Grambast, 1957.
 » *Microchara* L. Grambast, 1959.
 » *Sphaerochara* Mädler, 1952, emend H. af R., 1959.
 » *Stephanochara* L. Grambast, 1959.
 Орган-группа Aclistochareae.
 Орган-род *Harrisichara* L. Grambast, 1957.
 » *Raskyaechara* Horn af Rantzien, 1959.
 » *Rhabdochara* Mädler, 1955.
 Орган-группа Raskyellae.
 Орган-род *Raskyella* L. et N. Grambast, 1954.
 Орган-группа Latochareae.
 Орган-род *Latochara* Mädler, 1955.
 Подсемейство Porocharoideae Grambast, 1961.
 Орган-род *Stomochara* Grambast, 1961.
 » *Praechara* Horn af Rantzien, 1954 (non Birina).
 » *Porochara* Mädler, 1955.
 Порядок и семейство incertae sedis (Charales? Trochilicales?).
 Орган-род *Sycidium* Karpinsky, 1906.
 » *Chovanella* Reitlinger et Iarzeva, 1958.
 Сомнительные орган-роды (вегетативные части):
Palaeonitella Kidston et Lang, 1921.
Charaxis Harris, 1939.
 Сомнительные харофиты:
Praechara Birina, 1948.
Chariella Birina, 1948.

Чтобы разобраться в синонимике родов, типизации и т. п., можно воспользоваться работой Хорна аф Рантцина (1954₂), в которой произведены разбор и ревизия родовых названий, синонимов и таксономии: 1) харофитов, встречающихся только в ископаемом виде; 2) родов ископаемых растений или животных, которые толковались как харофиты или организмы, близкие к харофитам; 3) главных современных харофитов, представители которых встречаются и в ископаемом виде; 4) современных родов харофитов, известковые оболочки спорангиев которых трудно сравнивать с ископаемыми формами.

Рассмотрены следующие родовые названия: *Acinaria* (nom. ing.), *Aclistochara*, *Astrochara* (nom. nud.), *Atopochara*, *Barrandeina* (не относится к харофитам), *Bechara*, *Brachychara*, *Brevichara*, *Calcisphaera-Tro-*

chiliscus, *Chara*, *Characeites* (nom. ing.), *Characias* (nom. nud.), *Charaxis*, *Charina*=*Nitella*, *Charopsis*=*Lichnothamnus*, *Clavator*, *Clavatorites*, *Cristatella*, *Favreina*, *Gyrogona*=*Gyragonites* (nom. conf.)=*Brevichara*, *Kosmogyra*, *Kosmogyrella*, *Kosmogyrina*, *Lagynophora*, *Lamprothamnium-Lamprothamnus*, *Latochara*, *Leiacina*=*Nitella*, *Leonhardosia*, *Lychnothamnus*, *Macropogon*=*Chara*, *Moellerina*=*Trochiliscus*, *Nannoconus* (не относится к харофитам), *Nitella*, *Nitellopsis*, *Nodosochara*, *Obtusochara*, *Palaeochara*, *Palaeonitella-Algites*, *Palaeoxyris*, *Perimneste*, *Porochara*, *Praechara*, *Protochara*, *Pseudosycidium*, *Raskyella*, *Rhabdochara*, *Sphaerochara*, *Spirangium*=*Palaeoxyris*, *Stellatochara*, *Sycidium*, *Tectochara*, *Tolypella*, *Tolypellopsis*=*Nitellopsis*.

Сейчас некоторые орган-роды уже исключены; а ряд орган-родов к этому списку следует добавить.

Глава V

ТАБЛИЦЫ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ И ОПИСАНИЯ ОСНОВНЫХ РОДОВ И ОРГАН-РОДОВ ИСКОПАЕМЫХ ХАРОФИТОВ

1. ТАБЛИЦЫ ДЛЯ ОПРЕДЕЛЕНИЯ (первый вариант)

I. Известковая оболочка женского органа плодоношения образована спиральными партекальцинами, протягивающимися от основания до вершины (гирогонит)

1. Гирогонит с правозавернутыми спиральями — орган-род *Trochiliscus*.
2. Гирогонит с левозавернутыми спиральями.
 - A. Количество спиралей более 6 — орган-род *Eochara*.
 - B. Количество спиралей 6 — орган-род *Palaeochara*.
 - B. Количество спиралей 5 — а и б.
- a. Гирогонит с отверстием на вершине.
 - а. Спирали, не меняя своей ширины, сходятся на вершине, образуя заостренный носик.
 - *) Отверстие на вершине широкое.
 - +) Носик с зубчиками — орган-род *Stellatochara*.
 - + +) Носик без зубчиков — орган-род *Porochara*.
 - **) Отверстие на вершине узкое — орган-род *Clavatorites*.
 - б. Спирали сходятся на вершине, расширяясь, утолщаясь и образуя толстое вытянутое горлышко, — род *Lagynophora*.
- б. Гирогонит без отверстия на вершине.
 - а. В центре вершины находится особая крышечка из пяти вершинных партекальцин разных размеров и форм, образующих пятилепестковую розетку, при отпадении которой получается пятилепестковое отверстие, — орган-род *Raskyella*.
 - б. Вершина целиком образована концами спиралей или вершинными спирально закрученными партекальцинами.
 - *) Ширина спиралей на вершине не изменяется.
 - +) Толщина спиралей уменьшается на вершине, розетка и кольцевая депрессия отсутствуют — сферохаронидный тип вершины.
 - ×) Спирали гладкие — орган-род *Sphaerochara* и *Praechara*.
 - × ×) Спирали с буграми — орган-роды *Maedleriella*, *Microchara* и *Stephanochara*.
 - + +) Толщина спиралей на вершине сильно уменьшается, розетка и кольцевая депрессия отсутствуют — аклистохаронидный тип вершины.
 - ×) Спирали со срединным ребром — орган-род *Raskyaechara*.
 - × ×) Спирали с поперечными валиками — орган-род *Rhabdochara*.

- ×××) Спирали с буграми, основание вытянуто — орган-род *Harrisichara*.
- ***) Ширина спиралей уменьшается на периферии вершины.
 - +) Кольцевая депрессия отсутствует.
 - ×) Центр вершины слабо обызвествлен, розетка отсутствует — хароидный тип вершины.
 - ⊙ Швы прямые — род *Chara*, орган-роды *Charites* и *Obtusochara*.
 - ⊙ Швы извилистые — орган-род *Psilochara*.
 - ××) Центр вершины сильно обызвествлен, розетка с буграми, спиралы по периферии сужены и утонены (как бы ныряют внутрь) — тектохароидный тип вершины.
 - ⊙ Спирали часто с орнаментом.
 - о) Бугры в центре вершины толще экваториальной ширины спиралей — орган-род *Tectochara*.
 - оо) Бугры в центре вершины той же ширины, что и спиралы на экваторе — орган-роды *Nodosochara* и *Maedlerisphaera*.
 - ⊙ Спирали без орнамента — орган-род *Grambastichara*.
 - ++) Кольцевая депрессия заметна.
 - ×) В центре вершины находится конусовидное возвышение концов спиралей — орган-род *Latochara*.
 - ××) В центре вершины находится розетка — бревихароидный тип вершины:
 - ⊙ Спирали не изменяют своей ширины в зоне кольцевой депрессии — орган-род *Grovesichara*.
 - Спирали сужаются в зоне кольцевой депрессии:
 - о) Гирогониты эллиптические — орган-род *Croftiella*.
 - оо) Гирогониты бочковидные.
 -) Спирали, сужаясь, образуют прерывающуюся кольцевую депрессию — орган-род *Peckichara*.
 -) Спирали, сужаясь, выклиниваются в кольцевой депрессии — орган-род *Brevichara*.

- II. Известковая оболочка женского органа плодоношения — с разнообразным внешним рельефом (утрикул), иногда внутри с гирогонитом.
1. Утрикул имеет основание, образованное по принципу двусторонней симметрии, — орган-род *Flabellochara*.
 2. Основание утрикула образовано по принципу трехсторонней симметрии — орган-род *Atopochara*.
 3. Основание утрикула образовано по принципу многосторонней симметрии.
 - А. От основания утрикула отходит орнамент в виде лепестков.
 - а. Орнамент в виде разветвляющихся лепестков разной величины, вершина бугристая — орган-род *Nodosoclavator*.
 - б. Лепестковидный орнамент в виде углублений одинаковой величины, вершина гладкая, с носиком — орган-род *Chovanella*.
 - Б. Вся поверхность утрикула покрыта четырех- или шестиугольными ямками или буграми.
 - а. Бугры или ямки образуют правильную сеть — орган-род *Sycidium*.
 - б. Ямки не образуют правильной сети, иногда заменены глубокими, длинными впадинами — орган-род *Anomalochara*.
 - В. Вся поверхность утрикула покрыта грубыми выступами — ребрами.
 - а. Ребра вертикальные гладкие — род *Clavator*.
 - б. Ребра как бы смятые, неправильные, утрикул кажется смятым или приплюснутым — род *Perimneste*.

2. СПИСОК РОДОВ И ОРГАН-РОДОВ, ДИАГНОЗЫ КОТОРЫХ ПРИВЕДЕНЫ В НАСТОЯЩЕЙ РАБОТЕ

- Орган-род *Anomalochara* Masl.
» *Atopochara* Peck.
» *Brevichara* Horn af R.
» *Charites* Horn af R.
» *Chovanella* Reitl. et Jarz.
Род *Clavator* Reid et Groves.
Орган-род *Clavatorites*. Horn af R.
» *Croftiella* Horn af R.
Род *Echinochara* Peck.
Орган-род *Eochara* Choq.
» *Flabellochara* Grambast.
» *Grambastichara* Horn af R.
» *Grovesichara* Horn af R.
» *Harrisichara* Grambast.
Род *Lagynophora* Stache.
Орган-род *Latochara* Mädlер.
» *Maedieriella* Grambast.
» *Maedlerisphaera* Horn af R.
» *Microchara* Grambast.
» *Obtusochara* Mädlер.
» *Nodosochara* Mädlер.
» *Nodosoclavator* Masl.
» *Palaeochara* Bell.
» *Peckichara* Grambast.
Род *Perimneste* Harris.
Орган-род *Porochara* Mädlер.
» *Praechara* Horn af R.
Орган-род *Psilochara* Grambast.
» *Raskyaechara* Horn af R.
» *Raskyella* Grambast.
» *Rhabdochara* Mädlер.
» *Sphaerochara* Mädlер.
» *Stellatochara* Horn af R.
» *Stephanochara* Grambast.
» *Sycidium* Sandb.
» *Tectochara* Grambast.
» *Trochiliscus* Karp.

3. ДИАГНОЗЫ ОСНОВНЫХ РОДОВ И ОРГАН-РОДОВ ХАРОФИТОВ (в алфавитном порядке)

Орган-род *Anomalochara* Maslov, 1961

Тип орган-рода — *Anomalochara polymorpha* Maslov, 1961. Нижний олигоцен Молдавии.

Утрикулы мелкие, более или менее округлые, несущие на поверхности многоугольные ямки, или же эти ямки покрывают верхнюю часть утрикула, а в нижней части имеются выступающие округлые ребра с широкими ложбинками между ними, или ямки совсем отсутствуют. В основании наблюдается узкое отверстие (фиг. 14, а, б). Гирогониты и вегетативные части не известны.

Распространение: нижний олигоцен Измаильской обл. УССР
Относится к сем. *Clavatoraceae*.

Орган-род *Atopochara* Peck, 1936

Тип орган-рода — *Atopochara trivolvris* Peck, 1936. Апт США.

Утрикул более или менее округлый, обладает трехлучевой симметрией. Радиусы образованы короткими вертикальными бороздами, отходящими от базального отверстия и доходящими до экваториальной зоны, от которой отходят вверх многочисленные левозавернутые спиральные многоугольные углубления, протягивающиеся от отверстия на вершине. Гирогонит крупный, округлый, плотно прилегающий к утрикулу, с заостренной вершиной и узкими ребрами из пяти левозавернутых партекальцин, иногда графиновидный, с бугорками на поверхности. Сбоку видно 13—14 витков. На вершине и в основании находятся маленькие отверстия (фиг. 14, в—д). Вегетативные части неизвестны.

Распространение: альб — апт.

Относится к сем. Clavatoraceae.

Орган-род *Brevichara* Horn af Rantzien, 1956, emend. 1959 (*Brachychara* L. et N. Grambast, 1954, *Gyrogona* Lamarck, 1804; Grambast, 1956)

Тип орган-рода — *Brevichara hordlensis* Horn af Rantzien = *Chara wrighti* Reid et Groves. Эоцен (бартон) Англии.

Гирогониты бочковидные (сферические усеченные), из пяти левозавернутых, везде сильно обызвествленных спиральных партекальцин. Вершина гирогонита состоит из спиралей, образующих на ее периферии отчетливую депрессию, а в центре — розетку в виде спиральнозавернутых концов спиралей. Кольцевая депрессия заполнена обычно посторонним материалом. Спирали у периферии вершины сужаются до $\frac{3}{4}$ экваториальной ширины. Спирали толстые, широкие, с острым углом на экваторе. «Спелые» спирали или менее выпуклые, иногда с тенденцией к орнаментации. Концы вершинных партекальцин смыкаются по зигзагообразной линии и образуют низкую розетку. Базальная пластинка толстая, высота ее такая же как ширина или больше ширины.

Распространение: лютетий (нижний эоцен) — стампий (средний олигоцен).

Относится к подсем. Charoideae.

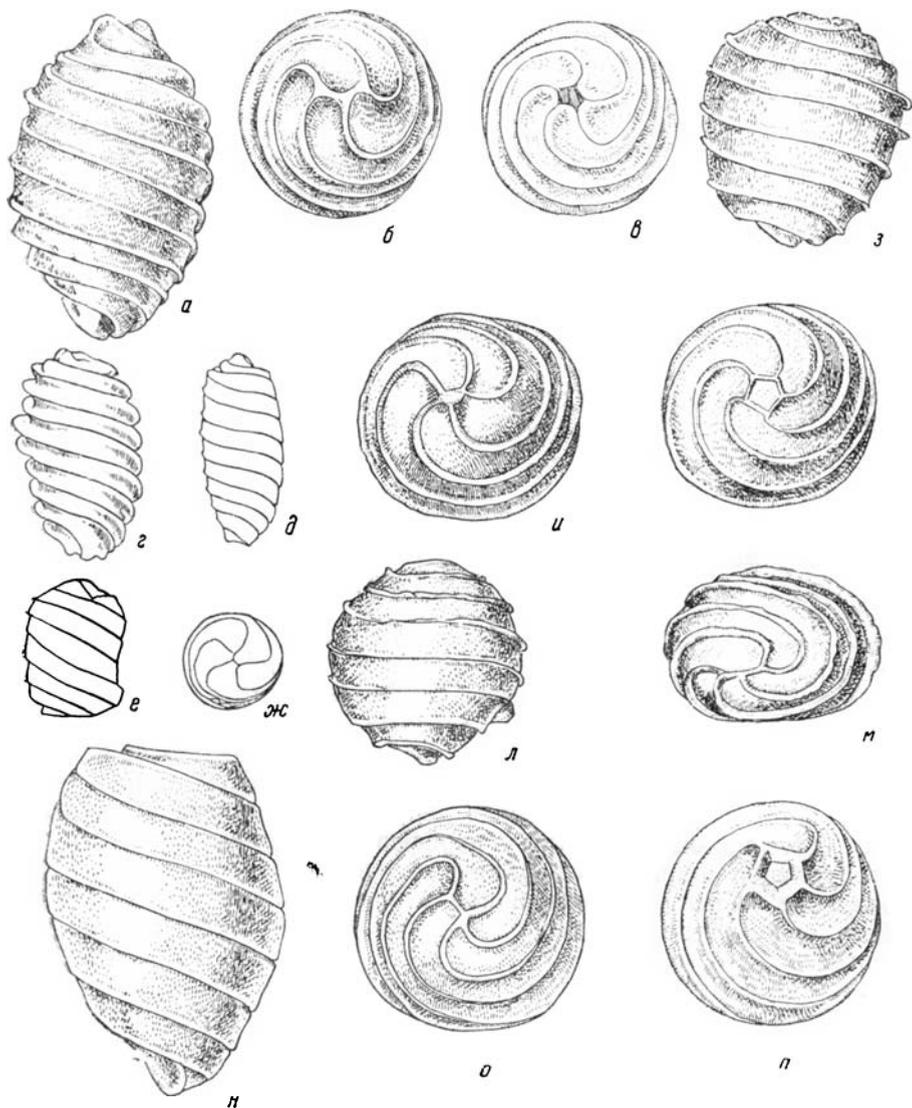
Орган-род *Charites* Horn af Rantzien, 1959

Тип орган-рода — *Chara molassica* Straub, 1952. Тортон (миоцен) Германии.

Гирогониты продолговато-овальные и веретеновидные, состоят из пяти левозавернутых спиралей, размеры их, форма и степень кальцитизации такие же, как у спиралей современного рода *Chara*, но без вегетативных частей. «Спелые» спирали — без орнамента, вогнутые или плоские, по периферии вершины сужающиеся до $\frac{3}{4}$ — $\frac{2}{3}$ экваториальной ширины и утоняющиеся на всей вершине. В центре вершины концы спиралей, расширяясь, смыкаются в одной точке или по зигзагообразной линии, не образуя бугров. Базальная пора воронкообразная. Базальная пластинка тонкая (фиг. 32, а—в).

Распространение: эоцен — миоцен.

Относится к подсем. Charoideae.



Фиг. 32. Внешний вид ооспоргиев ныне живущих харофитов.

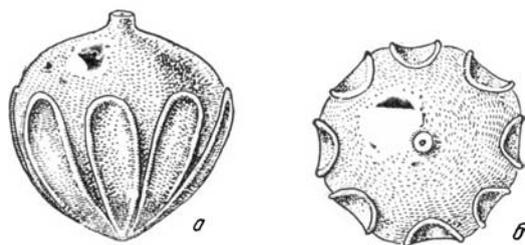
a, б, в — *Chara globularis* Thuiller: *a* — вид сбоку, *б* — вид сверху, *в* — вид снизу, $\times 57$; *г, д* — *Lamprothamnium macropogon* (Braun), вид сбоку: *г* — гирогонит, *д* — ооспора, $\times 37$; *е, ж* — *Protochara australis* Womersley et Orphel (неизвестковая); *е* — вид сбоку, *ж* — вид сверху, $\times 31$; *з, и, к* — *Tolipella nidifica* (D. Müller), (неизвестковая); *з* — вид сбоку, *и* — вид сверху, *к* — вид снизу, $\times 70$; *л, м* — *Nitella clavata* Kützing (неизвестковая): *л* — вид сбоку, *м* — вид сверху, $\times 65$; *н, о, п* — *Lychnothamnus barbatus* (Meyen): *н* — вид сбоку, *о* — вид сверху, *п* — вид снизу, $\times 53$

Орган-род *Chovanella* Reitlinger et Jarzeva, 1958

Тип рода — *Chovanella kovalevi* Reitlinger et Jarzeva, 1958. Фаменский ярус Тульской обл. (фиг. 33).

Утрикул (?) кубаревидный или яйцевидный, часто похож на головку мака, с отверстиями на обоих полюсах. Вершина гладкая, в центре ее имеется выступ в виде короткой трубки, через которую проходит вершинная пора. Основание несколько вытянуто или немного заострено. От него отходят вертикальные ребра (5—8), образующие лепестко-

видный орнамент, доходящий до гладкой, уплощенной или закругленной вершины. Основание более толстое, чем остальная часть оболочки, включает базальную полость, прикрытую сверху базальной пластинкой. Базальная пора круглая. Известковая оболочка двуслойная (темный



Фиг. 33. *Chovanella maslovi* Jarzeva. $\times 70$.

а — вид сбоку, б — вид сверху.
(По Рейтлингер и Ярцевой, 1958)

внутренний слой, возможно, относится к гирогониту, который с внешней поверхности не описан). Внутренняя полость сферическая (фиг. 14, з).

Распространение: фаменский ярус девона Полесья и Тульской обл.

Incertae ordinis.

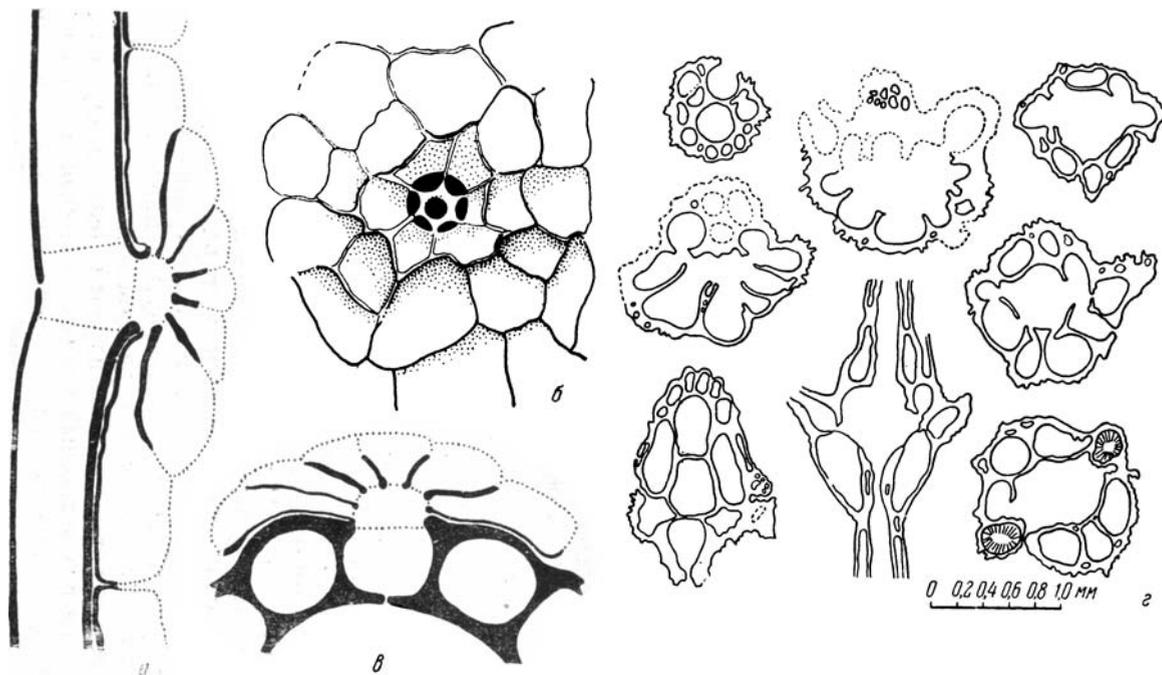
Род *Clavator* Reid et Groves, 1916, emend. Harris, 1939

Тип рода — *Clavator reidi* Groves, 1916. Пурбэк Англии.

Диагноз по Гаррису. Вегетативная часть: центральный стержень (осевой побег) сильно обызвествлен, с длинными междуузлиями и короткими узлами. От узлов берут начало шесть одинаковых листьев (веточек). Междуузлия состоят из центрального цилиндра, окруженного двенадцатью одинаковыми коровыми трубками, состоящими из перемежающихся коротких и длинных клеток. Из коротких «клеток» вырастают пучки шиповатых клеток, которые почти покрывают кору снаружи. Близ узла шесть коровых клеток сильно увеличиваются в объеме, а шесть других уменьшаются или исчезают. Коровые клетки растут без перерывов от одного до другого узла. Листья простые, состоят из серии длинных и коротких клеток. От коротких клеток растут пучки шиповатых клеток, которые закрывают в той или иной степени центральные клетки (фиг. 34). Репродуктивные органы. Ооспорангии расположены между центральным стержнем и листом, по одному в каждом сочленении листа, и образуют один ряд. Известковые оболочки ооспорангия состоят из двух слоев: внутреннего, образующего гирогонит из пяти спиральных левозавернутых партекальцин (как у современных Characeae), и внешнего, гладкого или несущего бугры, — утрикула. Гирогонит веретеновидный, из пяти левозавернутых спиралей, обычно заключен в известковый утрикул, который имеет внешнюю скульптуру в виде вертикальных, слабозавернутых ребер и широких борозд между ними. Антеридии не обызвествляются. Гирогонит, встреченный отдельно от вегетативных частей, описывается как орган-род *Clavatorites* (см. ниже).

Распространение: верхняя юра — нижний мел.

Относится к сем. Clavatoraceae.



Фиг. 34. *Clavator reidii* Groves — вегетативные части в сечениях.
 а, б, в — корковые клетки: а — продольное сечение с «иглообразными» клетками справа от центрального стержня, б — поверхностный вид на «иглообразные» клетки, в — поперечное сечение через розетку этих клеток. $\times 60$. Черным показаны известковые отложения, пунктиром — предполагаемые стенки клеток (по Harris, 1939); г — поперечные и одно продольное сечения через узловую часть. $\times 17$ (по Carozzi, 1948)

Орган-род *Clavatorites* Horn af Rantzien, 1954

Тип орган-рода — *Clavatorites hólloicensis* Horn af Rantzien, 1954. Нижний кейпер Швеции.

Гирогонит эллиптической или яйцевидной и веретенообразной формы, с заостренной, иногда немного вытянутой вершиной, состоит из пяти спиральных левозавернутых партекальцин без орнаментации, которые не меняют формы по всей длине. На вершине они принимают вертикальное положение, образуя небольшой мыс. Отверстие на вершине маленькое, на уровне поверхности гирогонита. Основание выпуклое и имеет маленькое округлое отверстие, концы партекальцин окружают его без изменения своей формы. Анатомия неизвестна.

Распространение: триас Швеции (юра? и мел? Европы).

Относится к сем. *Clavatoraceae* (?).

Орган-род *Croftiella* Horn af Rantzien, 1959

Тип орган-рода — *Chara escheri* Unger, 1950. Оligocen (?) Германии.

Гирогониты состоят из пяти левозавернутых, умеренно или сильно обызвествленных спиральных партекальцин и имеют форму продолговатых, эллиптических, с закругленной или слабо выдающейся вершиной. Спирали на периферии вершины, как правило, узкие ($3/4$ или $2/3$ экваториальной ширины), образуют в месте утонения узкую и мелкую кольцевую депрессию. В центре вершины концы спиралей, сходясь в одной точке или по короткой линии, образуют низкую, четкую или неясную розетку, обычно с такой же шириной концов спиралей, как на экваторе. Базальная пора конусообразная, с внешним отверстием, которое находится на уровне концов спиралей или немного ниже их. Базальная пластинка тонкая (фиг. 35, e).

Распространение: стампий (олигоцен) — тортон (миоцен)

Относится к подсем. *Charoideae*.

Род *Echinochara* Peck, 1937

Тип рода — *Echinochara spinosa* Peck, 1937. Формация Моррисон, Колорадо, США.

Вегетативная часть: центральный стержень с шестью кортикальными трубками, отпочковывающимися от каждого конца узловых клеток, покрывающих центральную трубку с правым завертыванием и переплетающихся с кортикальными трубками ближайшего узла. Кортикальные «клетки» короткие, одинаковой длины, на концах с внешней стороны несут длинные шипы, покрывающие всю кортикальную «клетку» снаружи. Каждый ооспорангий окружен шестью массивными короткими ветвями. Гирогонит длинный, обычный для сем. *Clavatoraceae*, заключен в толстый утрикул, который образуется отходящими от его основания клетками в виде коротких веток, напоминающих шипы кортикальных клеток.

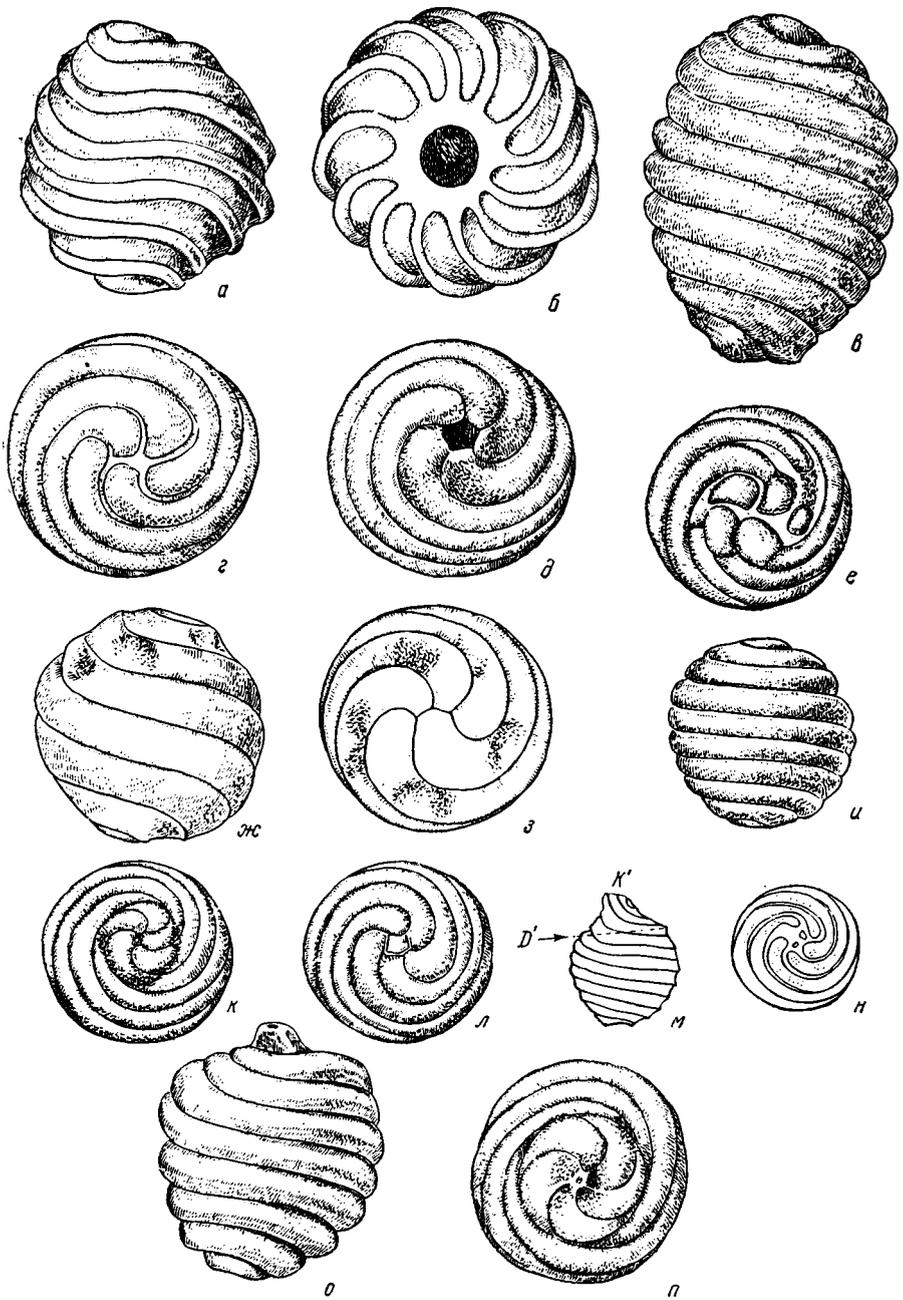
Распространение: см. тип рода.

Относится к сем. *Clavatoraceae*.

Орган-род *Eochara* Choquette, 1956

Тип орган-рода — *Eochara wickendeni* Choquette, 1956. Средний девон Канады.

Гирогонит из многих левозавернутых (против часовой стрелки) спиральных партекальцин (8—13), эллиптический до субсферического, диаметром 300—600 μ , экваториальный угол около 30° (30 — 40°).



Фиг. 35. Наружный вид ископаемых гиругонитов.

a, б — *Eochara wickendeni* Choquette. *a* — вид сбоку; *б* — вид сверху, \times около 75 (по Choquette, 1956); *в, г, д* — *Grambastichara tornata* (Reid et Groves): *в* — вид сбоку, *г* — вид сверху, *д* — вид снизу, $\times 70$; *е* — *Croftiella escheri* (Unger), вид сверху, $\times 30$; *ж, з* — *Grovesichara distorta* (Reid et Groves), $\times 40$; *ж* — вид сбоку, *з* — вид сверху, $\times 37$ (по Grambast, 1959); *и, к, л* — *Maedlerisphaera ulmensis* (Stranb.): *и* — вид сбоку, *к* — вид сверху, *л* — вид снизу, $\times 33$; *м*, *н* — *Latochara latitruncata* (Peck), (схема): *м* — вид сбоку, *н* — вид сверху; *о, п* — *Latochara collina* Peck: *о* — вид сбоку, *п* — вид сверху; *D'* — кольцевая депрессия; *K'* — центральный конус, $\times 60$ (*a, б* — по Choquette, 1956; *в-л* — по Horn af Rantz? 1959; *м-п* — по Peck, 1957)

Вершина с широким отверстием. Сбоку видно от шести до девяти витков. Партекальцины снаружи сильно вогнуты, с ребрами по краям (рис. 35, а, б).

Распространение: известен один вид из среднего девона Канады.

Относится к сем. *Paleocharaceae*.

Орган-род *Flabellochara* Grambast, 1959

Тип рода — *Clavator harrisi* Peck, 1941. Апт США.

Утрикул тонкостенный, билатеральный, с орнаментом в виде двух веерообразно расположенных валиков и бороздок, отходящих от основания и покрывающих большую часть поверхности утрикула. Вверху утрикула — орнамент в виде неправильных извилистых валиков и ямок (фиг. 14, κ). Гирогонит яйцевидный, с пятью выпуклыми спиральями, у которых верхний край круто обрывается в шов. Вегетативные части неизвестны.

Распространение: апт США и Германии.

Относится к сем. *Clavatoraceae*.

Орган-род *Grambastichara* Horn af Rantzien, 1959

Тип орган рода — *Chara tornata* Reid et Groves, 1921. Верхний бартон (эоцен) Англии.

Гирогониты, как правило, эллиптические, иногда субяйцевидные или широковеретеновидные, с округлой вершиной тектохароидного типа, образованы пятью сильно обызвествленными левозавернутыми спиральями и хорошо выраженной вершинной розеткой. Отсутствуют отчетливая кольцевая депрессия, орнаментация на поверхности спиралей и внутренние каналы. «Спелые» спирали выпуклые, сужающиеся на периферии вершины до $\frac{3}{4}$ — $\frac{2}{3}$ экваториальной ширины, но такой же толщины. В центре вершины спирали такой же толщины, как у экватора (или толще), и отчетливо расширены, сходясь в одной точке или по короткой слабозигзагообразной линии. Базальная пора конусообразная. Базальная пластинка такой же толщины, как и ее ширина (фиг. 35, в — д).

Распространение: эоцен — миоцен (верхний бартон — тортон).

Относится к подсем. *Charoideae*.

Орган-род *Grovesichara* Horn af Rantzien, 1959

Тип орган рода — *Chara distorta* Reid et Groves, 1921. Бартон (эоцен) Англии.

Гирогониты — от широко- до узкоэллиптических, с пятью левозавернутыми спиральями бревихароидного типа. Вершина выпуклая, с толстыми спиральями, ширина которых не изменяется, образует кольцевую депрессию на краю вершины. Спирали широкие, витки — в малом количестве, с острым экваториальным углом. Смыкание спиралей на вершине происходит по короткой линии или в одной точке, с образованием отчетливой розетки из выпуклых концов партекальцин. Базальная пора неясноконическая, с внешним отверстием, расположенным на уровне окружающих концов партекальцин или немного погруженным. Базальная пластинка высокая, часто призматическая, изменчивая, может состоять из двух частей (фиг. 35, ж, з).

Распространение: оверский — нижнебартонский ярусы эоцена.

Относится к подсем. *Charoideae*.

Орган-род *Harrisichara* Grambast, 1957

Тип орган-рода — *Chara vasiformis* Reid et Groves, 1921. Верхний бартон (эоцен) Англии.

Гирогонит яйцевидный или кубаревидный, до овального, с пятью левозавернутыми партекальцинами аклистохароидного типа. Вершина приплюснута или широко закруглена, основание вытянуто в маленький цилиндрический вырост. «Спелые» партекальцины слабоогнутые или плоские, с тенденцией образования бугров или вторичных ребер. Орнамент обычно исчезает на вершине. Спиральные партекальцины на вершине уже (до $\frac{3}{4}$ экваториальной ширины) и тоньше, чем у экватора. В центре вершины спирали достигают экваториальной ширины, становятся тоньше и образуют вершинную площадочку. Смыкание концов спиралей происходит на короткой линии или в одной точке. Базальное отверстие — на одном уровне с концами резко завернутых партекальцин. Базальная пластинка пятиугольная, закругленная, очень тонкая (часто более чем в 10 раз шире высоты), верхняя ее поверхность плоская или вогнутая, нижняя иногда вздутая (фиг. 37, *u* — *l*).

Распространение: палеоцен — олигоцен.

Относится к подсем. Charoideae.

Род *Lagynophora* Stache, 1880

Тип рода — *Lagynophora liburnica* Stache, 1889. Верхнемеловые — палеоценовые отложения Триеста.

Утрикул тонкий или отсутствует. Гирогонит с пятью левозавернутыми партекальцинами графинообразной формы, с эллиптической нижней частью и вершиной, вытянутой в толстую шейку высотой в $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ всей длины гирогонита. В экваториальной части гирогонит относительно тонкий, на вершине и в основании сильно обызвествлен. «Спелые» спиральные партекальцины слегка выпуклы, без орнаментации. Ширина их на вершине больше, чем у экватора, и они образуют шейку с центральным каналом. Базальная пора имеет внешнее отверстие на уровне окружающих ее спиральных партекальцин.

Распространение: верхний мел — палеоцен.

Относится к сем. Clavatoraceae (?).

Орган-род *Latochara* Madler, 1955

Тип орган-рода — *Aclistochara latitruncata* Peck, 1937. Юра США.

Гирогониты эллиптические, яйцевидные, кубаревидные, с пятью левозавернутыми партекальцинами, с уплощенной вершиной и депрессией по ее периферии. В центре вершины концы спиралей, принимая вертикальное положение, образуют пирамидальное возвышение. В середине последнего находится маленькое отверстие (фиг. 35, *m* — *n*).

Распространение: юра.

Относится к подсем. Charoideae.

Орган-род *Maedleriella* Grambast, 1957

Тип орган-рода — *Chara monolifera* Peck et Reker, 1947. Эоцен — олигоцен Перу.

Гирогонит субсферической формы, с пятью левозавернутыми спиральными сферохароидного типа. На вершине ширина партекальцин сохраняется, но толщина уменьшается. На них развиваются различно расположенные бугорки (чем этот орган-род отличается от всегда гладких

тирогонитов *Sphaerochara*). Иногда тирогониты бывают гладкими. Базальная пластинка призматическая, высота ее немного меньше ширины или равна ей; верхняя поверхность ее пятиугольная, плоская или слабо-вогнутая, с узким бортиком; нижняя поверхность ее, видимая снаружи, звездчатая, с бугорком в центре (фиг. 36, а — в).

Распространение: эоцен.

Относится к подсем. Charoideae. По мнению Хорна и Рантцена, этот орган-род неотличим от *Sphaerochara*.

Орган-род *Maedlerisphaera* Horn et Rantzen, 1959

Тип орган-рода — *Chara ulmensis* Sternb., 1925. Оligоцен Германии.

Тирогониты приплюснуто-сферические или эллиптические, с пятью левозавернутыми партекальцинами тектохароидного типа. Вершина закругленная, с признаками кольцевой депрессии, партекальцины на периферии вершины тоньше и уже ($\frac{2}{3}$ — $\frac{1}{2}$), чем у экватора. Центр вершины несколько тоньше, чем у экватора, и концы партекальцин, достигая той же ширины, что на экваторе, образуют отчетливую низкую розетку вокруг одной точки. Базальная пора цилиндрическая, без поверхностных углублений. Высота базальной пластинки больше ширины.

Распространение: средний стампий (олигоцен) — тортон (миоцен).

Относится к подсем. Charoideae.

Орган-род *Microchara* Grambast, 1959

Тип орган-рода — *Microchara hystrix* Grambast, 1959. Спарнаский ярус Франции.

Тирогонит яйцевидный или эллиптический, с пятью левозавернутыми партекальцинами сферохароидного типа. Вершина приплюснута, основание немного заострено. На вершине концы спиралей мало изменены, партекальцины вогнутые, на вершине плоские, с ребрами, несут столбовидные бугры, распределение различно. Базальная пластинка тонкая (фиг. 36, к, л.).

Распространение: см. тип орган-рода.

Относится к подсем. Charoideae.

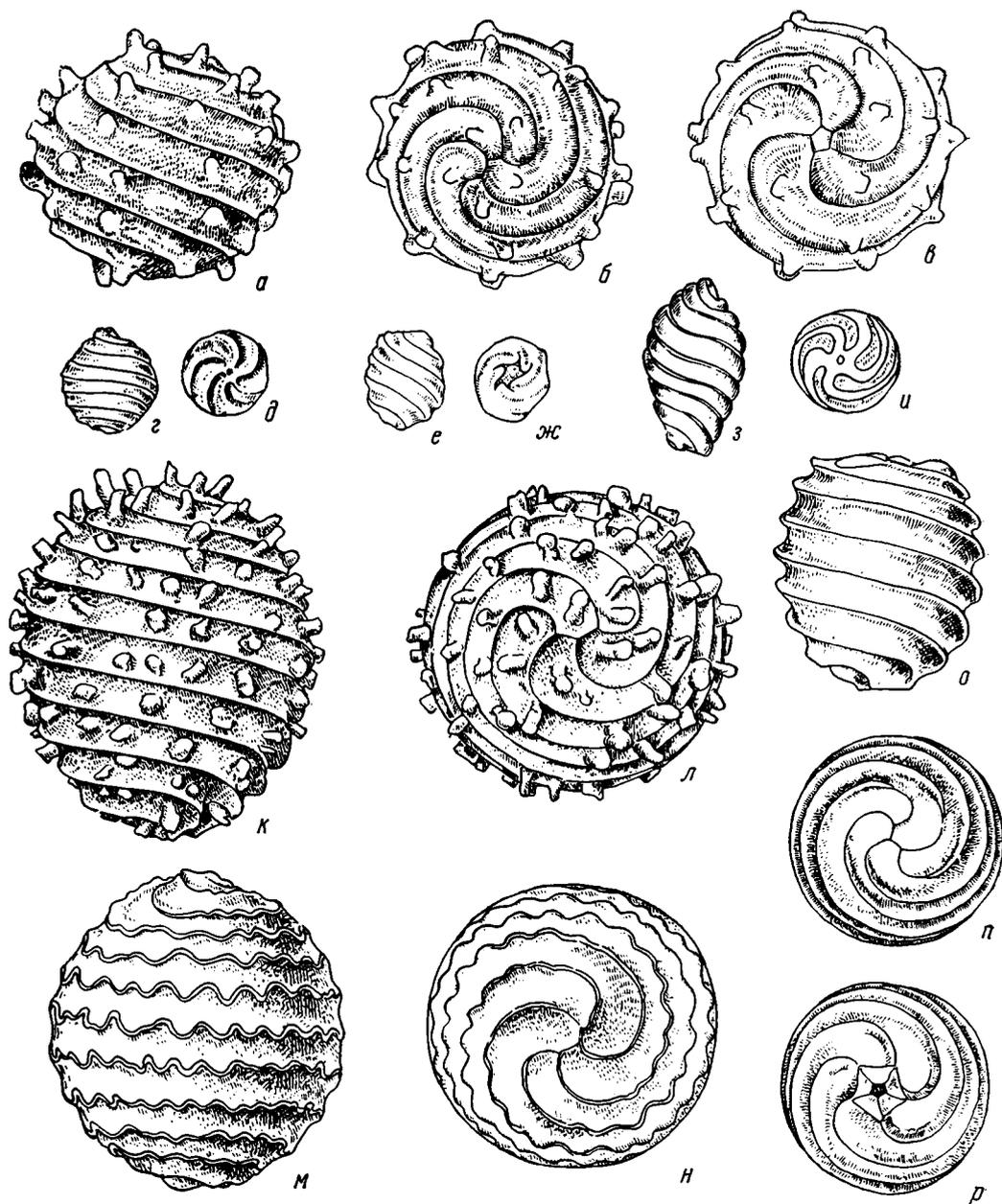
Орган-род *Nodosochara* Madler, 1955

Тип орган-рода — *Aclistochara clivulata* Peck et Reker, 1948. Средний эоцен Флориды.

Тирогониты близки к сферическим или сфероэллиптическим и широко яйцевидным, с усеченной вершиной, тектохароидного типа, с пятью левозавернутыми, сильно обызвествленными спиральями, покрытыми бугорками. На периферии вершины спиральи уже ($\frac{1}{2}$) и тоньше, чем на экваторе, и образуют зону «погружающихся» спиралей, без кольцевой депрессии. В центре вершины находится розетка из спиралей той же ширины и толщины, что на экваторе, с концами спиралей, сходящимися в одной точке. Базальная пора воронкообразная, с внешним отверстием, расположенным на одной высоте с окружающими его спиральями. Базальная пластинка призматическая или цилиндрическая, толстая, высота ее немного меньше ширины.

Распространение: палеоцен — средний эоцен.

Относится к подсем. Charoideae.



Фиг. 36. Наружный вид ископаемых гиругонитов.

а, б, в — *Maedleriella mangenoti* Grambast, $\times 58$: а — вид сбоку, б — вид сверху, в — вид снизу; г, д — *Palaeochara acadica* Bell (схема): г — вид сбоку, д — вид сверху; е, ж — *Porochara morreyi* (Peck): е — вид сбоку, ж — вид сверху (схема); з, и — *Praechara voluta* (Peck), (схема): з — вид сбоку, и — вид сверху; к, л — *Microchara histrix* Grambast, $\times 50$: к — вид сбоку, л — вид сверху; м, н — *Psilochara undulata* (Pia), $\times 33$: м — вид сбоку, н — вид сверху; о, п, р — *Rhabdochara stockmansii* (Grambast), $\times 41$: о — вид сбоку, п — вид сверху, р — вид снизу (по Grambast, 1957, 1959_{1,2})

Под *Nodosoclavator* Maslov, 1961

Тип рода — *Clavator nodosus* Peck, 1957. Апт США.

Вегетативные части такие же, как у рода *Clavator*. Утрикул в верхней части образован рядами бугров (как поверхность початка кукурузы). В нижней части утрикула заключены лепестковидные орнаменты разной величины, напоминающие разветвляющиеся листочки, завернутые в одну сторону. Гирогонит яйцевидный, тонкостенный, часто обызвествленный лишь снаружи с пятью левозавернутыми спиралями. Верхний край спирали у вершины круто обрывается к глубокому шву (фиг. 14, л).

Распространение: см. тип рода.

Относится к сем. *Clavatoraceae*.

Орган-род *Obtusochara* Mädlер, 1952

Тип орган-рода — *Obtusochara prima* Mädlер, 1952. Киммеридж Германии.

Гирогониты мелкие, эллипсоидальные, с усеченной вершиной хароидного типа, с пятью левозавернутыми спиралями. Розетка и кольцевая депрессия на вершине отсутствуют.

Распространение: см. тип орган-рода.

Относится к подсем. *Charoideae*.

Орган-род *Palaeochara* Bell, 1922

Тип орган-рода — *Palaeochara acadica* Bell, 1922. Карбон Канады.

Гирогонит с шестью левозавернутыми спиралями (фиг. 36, з, д).

Распространение: карбон Канады.

Относится к сем. *Palaeocharaceae*.

Примечание. В эоцене Монте-Болька в Италии в 1850 г. Массалонго нашел ископаемые остатки *Chondrites rigidus*. В следующем году он (Massalongo, 1851) переименовал эти остатки в *Palaeochara rigida*, обнаружив в них сходство с современными харами (по ветвлению слоевища и общему характеру). В дальнейшем в палеоботанической литературе употреблялись оба термина, причем Мишинелли и Сквинабол не считали их синонимами. Впоследствии стало известно, что большинство *Chondrites* не относится к водорослям. Поэтому Хорн аф Рантцин (1956₁) предложил название *Palaeochara rigida* Massalongo считать незаконным, как «nomen inquirendum et confusum» (название разыскиваемое и спутанное), и сохранить наименование *Palaeochara* Bell, как харофит карбона, гирогониты которого имеют шесть спиральных партекальцинов.

Орган-род *Peckichara* Grambast, 1957

Тип орган-рода — *Peckichara varians* L. Grambast, 1957. Палеоцен Франции.

Гирогониты бочковидные и близкие к сферическим, эллиптическим, яйцевидным, бревихароидного типа, с пятью левозавернутыми, сильно обызвествленными партекальцинами. Вершина более или менее приплюснута; основание закруглено. «Спелые» партекальцины имеют тенденцию к поверхностной орнаментации. На периферии вершины партекальцины уже ($\frac{3}{4}$ — $\frac{2}{3}$ экваториальной ширины) и немного тоньше, чем у экватора, и образуют более или менее отчетливую прерывающуюся

ся кольцевую депрессию. В центре вершины концы вершинных партекальцин имеют такую же толщину и ширину, как у экватора, или же они толще и шире и образуют низкую розетку, соединяясь в одной точке или по зигзагообразной линии. Базальная пора конусовидная, редко — на уровне концов партекальцин, чаще — в пятиугольном углублении. Базальная пластинка пирамидальная, с плоской верхней и вогнутой нижней поверхностями.

Распространение: палеоцен — олигоцен.

Относится к подсем. Charoideae.

Род *Perimneste* Harris, 1939

Тип рода — *Perimneste horrida* Harris, 1939. Пурбек Англии.

Вегетативная часть: центральный стержень (осевой побег) с корой из шести клеточных трубок. Все клетки с шипами. Узел несет 18 безкорových листьев в трех мутовках, по шести листьев в каждой. В верхней мутовке листья имеют тот же диаметр, что и кортикальные клетки. Две другие мутовки состоят из коротких листьев с меньшими диаметрами. У одного кольца листья растут вверх, у одного — вниз. Листья имеют простые, иглоподобные ответвления в коротких мутовках. Репродуктивные органы расположены у основания листьев, растущих вверх, и состоят из ооспорангиев, окруженных в «спелом» состоянии листьями с антеридиями. Внешняя поверхность ооспорангия обызвествлена в трикул, как бы сплюснутый по вертикали, с причудливо смятыми валиками и бороздами. Гирогонит неизвестен (фиг. 14, *u*). Антеридии, по Гаррису, обызвествляются, по Мэдлеру (1952, 1953), они сохраняются лишь в виде отпечатков.

Распространение: верхняя юра — нижний мел.

Относится к сем. Clavatoraceae.

Орган-род *Porochara* Mädlер, 1955

Тип орган-рода — *Aclistochara kimmeridgensis* Mädlер, 1955. Юра Северной Германии.

Гирогонит с пятью левозавернутыми партекальцинами, сходящими на вершине вокруг открытого отверстия, без образования кольцевой депрессии или заметных вздутий (розетки) (фиг. 36, *e, ж*).

Распространение: карбон — юра.

Относится к подсем. Porocharoideae.

Орган-род *Praechara* Horn af Rantzien, 1954 (non Birina, 1948)

Тип орган-рода — *Praechara maedleri* Horn af Rantzien, 1954. Кейпер, триас Швеции.

Гирогониты эллиптические, цилиндрические и веретенovidные, с пятью левозавернутыми спиралями. Вершина выступает в виде конуса, основание закруглено и немного выдается. Спирали гладкие, сходятся на вершине по ломаной линии или вокруг маленького отверстия, без образования кольцевой депрессии, и не расширяются к центру вершины. У основания концы спиралей сходятся у небольшого округлого отверстия, без изменения ширины и толщины. Ооспоровая мембрана тонкая, с неизвестной структурой (фиг. 36, *з, u*).

Распространение: триас — мел.

Относится к подсем. Porocharoideae.

Орган-род *Psilochara* Grambast, 1959

Тип орган-рода — *Kosmogirella undulata* Pia, 1927 Верхний лютеций Франции (р. Марна).

Гирогониты яйцевидные и субсферические, с пятью левозавернутыми партекальцинами. Вершина чаще закругленная, иногда вытянутая, на периферии ее видна небольшая кольцевая депрессия; в центре вершины партекальцины расширены. Швы между партекальцинами извилистые. Базальная пластинка — пирамидальной формы, с верхней вогнутой и нижней плоской поверхностями, бока ее плоские (фиг. 36, м, н).

Распространение: лютецкий ярус (эоцен) — саннуазский ярус (нижний олигоцен).

Относится к подсем. Charoideae.

Орган-род *Raskyaechara* Horn af Rantzien, 1959

Тип орган-рода — *Aclistochara pecki* Rásky, 1945. Верхний олигоцен Венгрии.

Гирогониты продолговато-субсферические до яйцевидных и эллиптических, аклистохароидного типа, с пятью левозавернутыми спиралями, сильно обызвествленными (за исключением вершины). Вершина немного усеченная, основание широко закруглено. Спирали вогнутые, со многими оборотами, с острым экваториальным углом, снабжены в середине орнаментальным ребром, которое отграничено от межпартекальциновых ребер глубокими бороздами. На периферии вершины ребра в середине спиралей внезапно исчезают, а спирали делаются тоньше и немного уже ($\frac{4}{5}$), чем на экваторе. Спирали в центре вершины плоские, или слабо-вогнутые, сходятся в одной точке или по зигзагообразной линии. Базальная пора — с внешним отверстием, расположенным на уровне концов спиралей. Базальная пластинка неизвестна.

Распространение: верхний эоцен — олигоцен.

Относится к подсем. Charoideae.

Орган-род *Raskyella* L. et N. Grambast, 1954

Тип орган-рода — *Raskyella pecki* L. et N. Grambast, 1954. Нижний бартон (эоцен) Франции (департамент Эн).

Гирогониты сферические и яйцевидные, очень сильно обызвествлены, с пятью левозавернутыми спиральными партекальцинами и пятью вершинными партекальцинами. Вершина широкая, закругленная. «Спелые» спиральные партекальцины выпуклые, без орнамента или имеют орнамент в виде широких бугров. На периферии вершины спирали уже и тоньше, чем на экваторе, и заканчиваются, заостряясь вокруг центральной розетки. В центре находится крышечка из пяти вершинных партекальцин, расположенных косо к концам спиралей. Они имеют различную величину и форму и тоньше, чем спиральные партекальцины у экватора. Вершинные партекальцины соединяются между собой по прямым линиям. При отсутствии крышечки отверстие имеет правильную форму пятилепестковой розетки. Базальная пора цилиндрическая, с внешним, очень маленьким отверстием на уровне окружающих спиральных партекальцин. Базальная пластинка неизвестна (фиг. 37, а — в).

Распространение: эоцен.

Относится к подсем. Charoideae.

Орган-род *Rhabdochara* Mädlер, 1955

Тип орган-рода — *Rhabdochara stockmansi* Grambast, 1957
Нижний олигоцен Франции.

Гирогонит яйцевидный или субцилиндрический, с усеченной вершиной, аклистохароидного типа, с пятью левозавернутыми партекальцинами, слабо обызвествленый. «Спелые» партекальцины слабовогнутые, с тенденцией к орнаментации в виде поперечных хребтиков, идущих от одного спирального гребня к другому. На периферии вершины спиральные партекальцины немного уже ($\frac{4}{5}$) или равны ширине на экваторе и тоньше, а спиральные ребра становятся уже и ниже. В центре вершины партекальцины имеют ту же ширину, что и на экваторе, и, теряя ребра, делаются плоскими и тонкими; соединяясь вместе в одной точке или по короткой линии, концы партекальцин образуют слабо обызвествленную пластинку, лежащую ниже краев вершины. Базальная пора коническая, с внешним отверстием на уровне концов партекальцин. Базальная пластинка в виде усеченной низкой пирамиды, с плоской верхней и глубоко вогнутой нижней поверхностями, боковые гребни пластинки слабо изогнуты. Ширина ее значительно больше высоты (фиг. 36, $o - p$).

Распространение: палеоцен — миоцен.

Относится к подсем. Charoideae.

Орган-род *Sphaerochara* Mädlер, 1952, emend. Horn af Rantzien, 1959

Тип орган-рода — *Chara hirmeri* Rásky, 1945. Олигоцен Венгрии.

Гирогониты сферические и широкоэллиптические, с округлым основанием и вершиной, сферохароидного типа, с пятью левозавернутыми гладкими, сильно обызвествленными спиралями. «Спелые» спирали плоские или выпуклые (иногда с тенденцией к орнаментации), на вершине они несколько тоньше, чем на экваторе, но такой же ширины. Они не образуют кольцевой депрессии и сходятся у маленького отверстия или соприкасаются по короткой ломаной линии. Экваториальный угол маленький. Основание закруглено, концы спиралей сходятся у отверстия базальной поры. Базальная пластинка толстая, с плоскими верхней и нижней поверхностями, занимает всю пору.

Распространение: верхний эоцен — олигоцен.

Относится к сем. Charoideae.

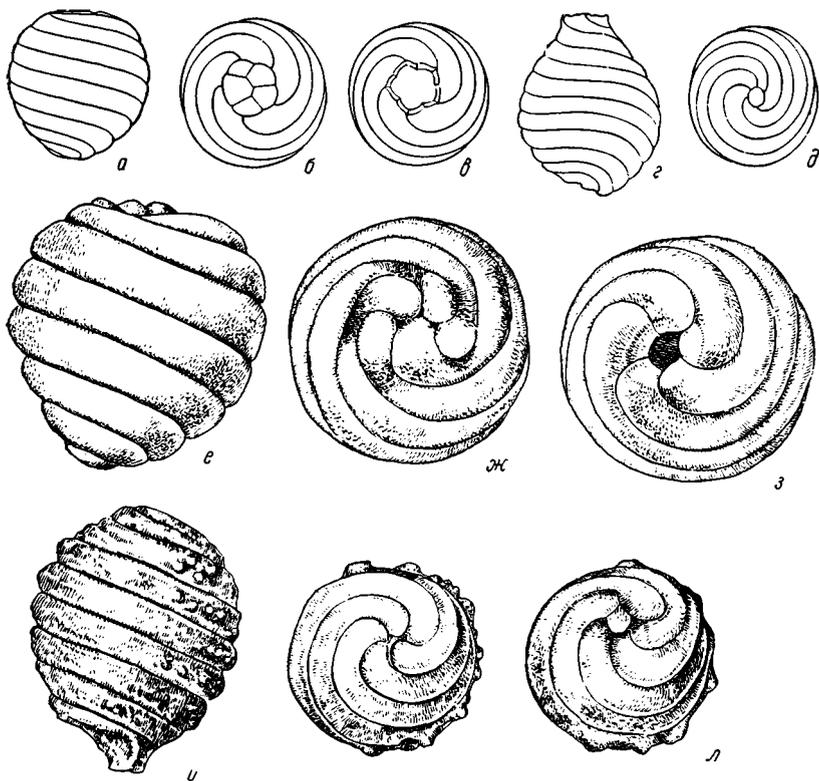
Орган-род *Stellatochara* Horn af Rantzien, 1954

Тип орган-рода — *Stellatochara sellingsii* Horn af Rantzien, 1954.
Триас Швеции (нижний кейпер).

Гирогонит яйцевидной или сферической формы. Пять спиральных левозавернутых партекальцин смыкаются на вершине, не изменяя в ширину и толщину, но образуя в центре вершины выступающий «мыс» из скошенных концов партекальцин, направленных вверх. Отверстие на вершине относительно большое, иногда ясноворонкообразное, или звездообразное, или пятиугольное. Отверстие находится ниже вершины и окружено сильно приподнятыми краями. Основание закруглено, концы спиральных партекальцин, окружающие маленькое цилиндрическое отверстие, не изменяются по форме и ширине. Известковая оболочка в сечении концентрической-слоистая, толстая. Мембрана тонкая (около 2μ), с мелкозернистой скульптурой (фиг. 37, z, d).

Распространение: триас Швеции и восточной Украины.

Гирогониты относятся, по-видимому, к сем. Clavatoraceae.



Фиг. 37. Наружный вид ископаемых харофитов

a, б, в — *Raskyella peckii* L. et N. Grambast (схема): *a* — вид сбоку, *б* — вид сверху с крышкой, *в* — вид сверху без крышки (по Grambast, 1955); *г, д* — *Stellatochara sellingeri* Horn af Rantzien (схема): *г* — вид сбоку, *д* — вид сверху (по Horn af Rantzien, 1954); *е, ж, з* — *Tectochara diluviana* (Modler): *е* — вид сбоку, *ж* — вид сверху; *з* — вид снизу, $\times 33$ (по Horn af Rantzien, 1959); *и, к, л* — *Harrisichara vasiformis* (Reid et Groves): *и* — вид сбоку, *к* — вид сверху, *л* — вид снизу, $\times 35$ (по Horn af Rantzien, 1959)

Орган-род *Stephanochara* Grambast, 1959

Тип орган-рода — *Stephanochara compta* Grambast, 1959. Верхне-сануазский ярус (нижний олигоцен) о-ва Уайт.

Гирогонит эллиптический или яйцевидный, с пятью левозавернутыми спиралями. Вершина низкая, вздутая, в центре благодаря хорошо выраженным буграм. Спирали вогнутые, несут округлые бугры, в центре одинаковой ширины и высоты или более широкие, чем высота спиралей. Спирали на вершине не изменяют своей формы, но по периферии теряют бугры. Отверстие базальной поры расположено в основании «звездчатой воронки», образованной концами спиралей. Базальная пластинка имеет высоту, равную ширине или более половины ее.

Распространение: нижний олигоцен.

Относится к подсем. Charoideae.

Орган-род *Sycidium* Sandberger, 1849

Тип орган-рода — *Sycidium reticulatum* Sandb., 1849. Средний девон Эйфеля.

Более или менее сферические и эллиптические тела (утрикулы?) с внешней известковой оболочкой, с поверхности разделенной на мери-

диональные доли (обычно 16 или 18) в виде вертикальных бороздок или ребер, которые подразделены поперечными бороздами или ребрами так, что получается различное количество (11—18) вертикальных серий углублений и возвышений (по А. П. Карпинскому, — поля). Между соседними сериями эти скульптурные элементы расположены по горизонтали или в шахматном порядке. Тела имеют базальное и апикальное отверстия. Известковая оболочка часто двуслойная. Ооспоровая мембрана (?) «спелого» ооспорангия, по Пэку, обычно сжата (фиг. 14, м — с).

Распространение: средний девон — нижний карбон.

Систематическое положение неопределенное.

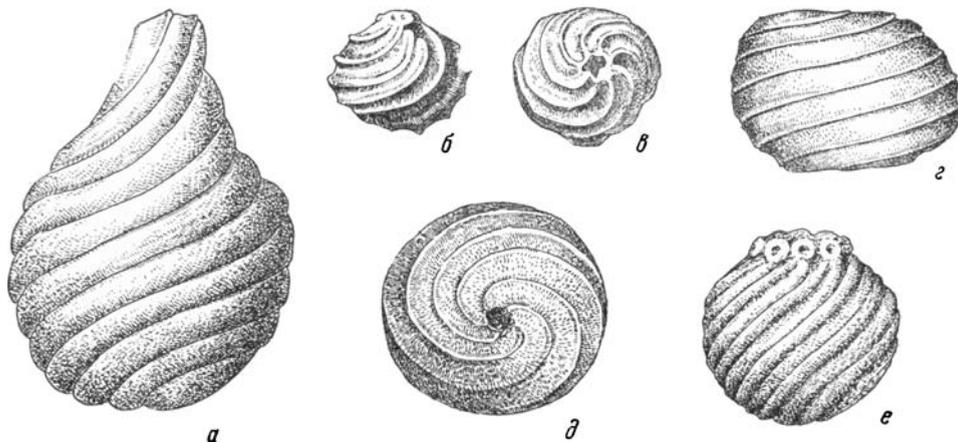
Орган-род *Tectochara* Grambast, 1954

Тип рода — *Chara Meriani* Heer (non Unger), 1855. Олигоцен — миоцен Швейцарии.

Гирогониты яйцевидные, приплюснуто-сферические, или эллиптические, или кубаревидные с закругленной вершиной, тектохароидного типа, с пятью левозавернутыми, сильно обызвествленными спиральями. Вершина иногда приплюснута, основание несколько вытянутое, напоминающее конус. Обызвествление сильное, с четкой вершинной розеткой. «Спелые» партекальцины плоские или очень выпуклые, у некоторых видов — с поверхностным орнаментом и внутренним каналом. На периферии вершины спирали становятся уже ($1/2$) экваториальной ширины и тоньше, чем у экватора, образуя периферическую зону «погружающихся» спиралей, без ясной кольцевой депрессии. В центре вершины спирали толще и шире, чем у экватора, и образуют розетку со вздувающимися концами спиралей, которые соединяются по зигзагообразной линии. Базальная пора находится в основании пятиугольного кратерообразного углубления с резкими гранями (фиг. 15; 16; 20; 37, е, з). Базальная пластинка тонкая, дисковидная.

Распределение: палеоцен — плиоцен.

Относится к подсем. *Charoideae*.



Фиг. 38. Внешний вид трохилисков

a — *Trochiliscus podolicus* Croft, вид сбоку, $\times 80$ (по Croft, 1952); *б*, *в* — *Trochiliscus bulbiformis* Kar-pinsky: *б* — вид сбоку, *в* — вид сверху, $\times 51$ (по Pia, 1927); *г*, *д* — *Trochiliscus maslovi* Samoiloва et Smir-lova: *г* — вид сверху, *д* — вид сбоку, $\times 60$ (по Самойловской, 1929); *е* — *Trochiliscus (Karpinskya) octocostatus* Peck, вид сбоку (схема, по Peck, 1946)

Орган-род *Trochiliscus* Karpinsky, 1906

Тип орган-рода — *Trochiliscus ingricus* Karpinsky, 1906. Девон Ленинградской обл.

По Пэку (1937), гиругониты образованы семью-десятью правозавернутыми спиральными партекальцинами, окружающими на вершине и в основании открытые отверстия. Спирали часто несут резко выраженные ребра, иногда двойные, отчего число партекальцин может быть принято за двойное. Ооспоровая мембрана «спелых» экземпляров имеет рельеф, по-видимому, она двуслойная, обычно сморщена, но иногда соприкасается с внутренней поверхностью известковой оболочки (фиг. 38, *a—d*).

Орган-подрод *Karpinskya* Croft, 1952

Имеет на вершине крупные бугорки, принимаемые за остатки клеток коронулы (?) (фиг. 38, *e*; табл. I, 3—5).

Р а с п р о с т р а н е н и е: нижний девон — карбон.

Относится к порядку *Trochiliscales*, к сем. *Trochiliscaceae*.

Глава VI

ОБЩИЕ ВОПРОСЫ ИЗУЧЕНИЯ ХАРОФИТОВ

1. МЕСТООБИТАНИЕ ХАРОФИТОВ

Большинство современных харофитов живет на малой глубине в пресных водах — прудах, каналах, ямах, затопленных карьерах, озерах и реках. Они встречены также в Балтийском море и в морях с низкой соленостью. Харофиты считаются типично пресноводными водорослями, и находки их в морских отложениях в современном и ископаемом состоянии требуют специального объяснения. Однако существуют отдельные виды, приспособившиеся к солоноватоводным и даже морским прибрежным условиям. В 1944 г. Олсен констатировал, что *Chara baltica* (вид которой часто упоминается как живущий в морской воде) живет на юге Балтийского моря, в воде, содержащей 18‰ хлора, т. е. по солености близкой к океанической. Клауд (см. Реск, 1957, стр. 4) сообщает, что харофиты пышно произрастают вместе с морской сифоновой (*Dasycladaceae*) водорослью *Batophora oerstedii* в солоноватоводных условиях на п-ве Флорида.

В отечественной литературе (Голлербах, 1940, 1941, 1950) также имеются многочисленные указания на то, что харофиты живут в заливах морей и в соленых озерах. Из общего числа точно определенных видов (более 40) в СССР в солоноватоводных условиях могут жить 11 видов. Так, *Chara foetida* Al. Br., *Ch. kirghisorum* Lessing, *Ch. crinita* Wallr. и *Ch. aspera* (Deth.) Willd. могут обитать в соленых озерах. По берегам морей, в лиманах и заливах произрастают *Chara foetida* Al. Br., *Ch. ceratophylla* Wallr., *Ch. crinita* Wallr.

Chara aspera (Deth.) Willd. и *Lamprothamnium alopecuroides* Al. Br. встречаются в Черном и Каспийском морях, в заливах и лиманах с солоноватой водой. Кроме того, только в Черном море встречаются *Toiypella nidifica* (Müll.) Leonh. и *Chara hispida* L., а в Каспийском море — *Ch. intermedia* Al. Br. и *Ch. polyacantha* Al. Br. В Аральском море известны *Ch. polyacantha* Al. Br. и *Tolypella aralica* Goelenkin.

Наиболее приспособившимся видом оказался *Chara foetida*, который живет в разных условиях — в зловонных лиманах в канавах, в солоноватых и пресных водах.

В некоторых случаях *Chara polyacantha* и *Lamprothamnium alopecuroides* обитают в водах восточного побережья Каспия (в Красноводском, Кадакском и Комсомольском заливах), а *Chara ceratophylla* — вдоль берегов о-ва Челекен, где соленость воды около 13‰, а pH — около 8.

По данным Фромана (Froment, 1954), pH солоноватоводных бассейнов, в которых живут современные *Chara polyacantha* Al. Br., *Ch. hispida* L., *Ch. aspera* Willd., колеблется от 7 до 8. *Ch. crinita* Waller. (*Ch. canescens* Lois.) встречается в соленых прибрежных водах Сре-

диземного моря, Ла-Манша, Атлантического океана; в пресных водах она отмечается редко, а в солоноватых водах каналов, вырытых за зоной галечника у берега моря,— обильна.

Корийон (Corillon, 1953) указывает на *Lamprothamnium papulosum* как на вид, приспособившийся к соленым лагунам, которые заливаются приливом. рН этих вод близок к 8. Распространение этого вида — Балтийское и Северное моря, Ла-Манш, Атлантическое и Средиземноморское побережья. Амберже (Emberger et Magné, 1956) дал краткую характеристику условий жизни таких «полуморских» харофитов.

В литературе неоднократно обсуждался вопрос о местообитании ископаемых харофитов, так как они встречались как в морских, так и в континентальных осадках. В частности, Крофт (Croft, 1952), приводя данные о солености воды, в которой жили трохилиски, стремился доказать, что гиругониты, встреченные вместе с морской прибрежной фауной, являлись или перемытыми, или принесенными с суши речными водами. Действительно, плоды харофитов могли легко заноситься течениями воды в морской бассейн, так как содержимое их оболочек легче воды. Но вряд ли вегетативные части харофитов могли переноситься на значительные расстояния, так как будучи ломкими, они теряли бы свое содержимое, а удельный вес кальцитовых оболочек значительно больше единицы. Между тем вегетативные части харофитов встречены в известняках морского происхождения в карбоне Коми АССР (р. Уткан). Кроме того, массовое нахождение гиругонитов харофитов в среднем и верхнем сармате Одесского района, Северного Кавказа и Грузии вместе с морской фауной трудно объяснить одним механическим приносом. Более вероятно, что в это время харофиты жили по берегам не очень соленого моря. В известняках палеогена Таджикской депрессии, а также во многих случаях в мезозое разных стран гиругониты в массовом количестве встречены вместе с морской фауной.

В этих случаях можно, конечно, предположить, но лишь с большой неуверенностью, что харофиты приносились с суши. Мне кажется, нельзя категорически отрицать, что некоторые харофиты жили в прибрежно-морских условиях.

Мы принуждены считать, что как в другие геологические эпохи, так и в настоящее время некоторые харофиты жили и живут в морских прибрежных условиях нормально-соленого моря (Атлантический океан) в опресненных и в пресных водах. В этом отношении интересны высказывания А. П. Карпинского (цит. по Собр. соч., 1945, т. I, стр. 403—404): «Если из самостоятельного «ствола» или «корня» (phylum), за какой, быть может, правильнее считать Chaetaceae, или класса, или порядка, нам известно или уцелело лишь одно семейство, оказавшееся пресноводным, то из этого не следует, что и все другие исчезнувшие представители этих больших групп также были пресноводными. Такое категорическое заключение противоречило бы совокупности наших знаний даже о более совершенных организмах, приспособляющихся к сравнительно тесным, более определенным внешним условиям».

Это высказывание относится к трохилискам, которые А. П. Карпинский считал прибрежно-морскими растениями. Действительно, американские трохилиски и сицидии жили вместе с кораллами и другими мелководными морскими животными. Пэк прямо помещает их в морские фации, в противоположность другим харофитам, отнесенным к пресноводным фациям. Это не исключает того, что некоторые формы могли произрастать в солоноватоводных условиях, как это доказывал Крофт.

Таким образом, сами по себе харофиты не могут служить указателями на соленость бассейна, и условия их обитания должны быть доказаны в каждом отдельном случае (Маслов, 1959).

Преобладающая часть ископаемых и современных харофитов встречается в континентальных водоемах. Крофт (1952) считал, что накопление крахмала в ооспоре у ныне живущих и ископаемых харофитов является признаком того, что растение приспособилось к переживанию засушливого периода. Из этого он делает вывод, что харофиты являются континентальными, а не морскими растениями. Против этого соображения можно возразить, так как покоящаяся ооспора приспособлена для перенесения не только засушливого периода, но и вообще неблагоприятных условий, связанных, может быть, с сезонным похолоданием. Кроме того, прибрежные морские мели тоже могли переживать засушливые периоды, как и озера на континентах.

Температурные колебания для северных широт больше отвечают реальной обстановке, чем предположение о сезонном высыхании водоема, что возможно лишь в жаркое время, т. е. в умеренном климате в период вегетации. Таким образом, покоящаяся ооспора, даже с такой надежной оболочкой, как у плодов харофитов, является плохим указателем на континентальное происхождение всех этих растений.

2. ОБЫЗВЕШТВЛЕНИЕ ХАРОФИТОВ И ИХ ЗНАЧЕНИЕ КАК ПОРОДООБРАЗОВАТЕЛЕЙ

Обызвествленные остатки харофитов нередко встречаются в ископаемом состоянии. Характер их обызвествления изучали многие исследователи. При этом отчетливо выявилась разница в структуре карбоната в вегетативных частях, где кальцит зернистокристаллический, и в оболочках ооспорангия, где он имеет характер тонкослоистого и очень мелкозернистого агрегата карбоната, перемежающегося с тонкими слоями, окрашенными органическим веществом. Для выяснения механизма выпадения извести рассмотрим ныне живущие харофиты. Браун, а также Мигула (Migula, 1897) установили, что карбонат кальция в кальцине современных харофитов отлагается слоями и что слои эти отделены один от другого тонкой протоплазматической пленкой. О способе отложения извести у современных харофитов, кроме этих двух исследователей, писали и другие авторы. Их высказывания резюмировал Хорн аф Ранцин (1959, стр. 210; ниже мы приведем конспект его работы).

Обызвествление вегетативных частей у харофитов происходит иначе, чем у ооспорангиев. В процессе осаждения извести в слоевище карбонат выпадает на поверхности стенок клеток в виде неправильно расположенных кристаллов. Это наружное выпадение извести обусловлено фотосинтетической деятельностью растения в водной среде и называется «физиологическим отложением извести» (Mägdefrau, 1953, стр. 15). Для выделения извести необходимо усвоение растением бикарбоната кальция, H_2CO_3 , HCO_3^- и CO_3^{2-} во время фотосинтеза (Arens, 1936, стр. 557; Mägdefrau, 1953). Эти компоненты воспринимаются нижней частью листа водного растения. Кальций выделяется в виде $Ca(OH)_2$ верхней частью листа и, реагируя с $Ca(HCO_3)_2$, образует твердый осадок в виде $CaCO_3$. Такая «физиологическая полярность» осуществляется в тех растениях, которые имеют билатеральное (двустороннее) строение. У харофитов такого строения нет, так как все слоевище является ассимилирующим и образовано системой побегов разных порядков, без морфологической и физиологической дифференциации на листья или верхнюю и нижнюю поверхности ассимилирующих частей. В этих растениях (у *Nitella flexilis*, *Chara baueri*, *Ch. braunii*, *Tolypella intricata*) Аренс (Arens, 1939, стр. 295; 1946, стр. 13) нашел «физиологическую мультиполярность». Это проявлялось в кольцевых инкрустациях кальцита (описанных также другими исследователями), возникновение которых

было обусловлено кольцевыми участками (зонами) клеточных оболочек. Часть зон усваивала гидроокись кальция, а чередующиеся с ними зоны его выделяли.

Другой процесс отложения извести происходит внутри живых спиральных клеток ооспорангия, которые выделяют известь из своего клеточного сока, где кальций находится в виде органического соединения. Девис (Davis, 1900) нашел кальций, в значительных количествах, в клеточном соке харофитов. Этот тип обызвествления встречается только в спиральных и узловых клетках развитого ооспорангия и заканчивается образованием известковой оболочки, или кальцины. Такая способность присуща некоторым родам и видам и не зависит от условий водной среды (Fritsch, 1950, стр. 62). Как показал Колландер в 1936 г., клеточный сок различных хар имел более высокое содержание кальция, чем водная среда, в которой жили эти растения. Благодаря процессу выделения кальцита известковая оболочка ооспорангия харофитов приобретала особую слоистую текстуру, как у современных (Migula, 1897, стр. 49; Horn af Rantzien, 1959₁), так и у ископаемых харофитов (Карпинский, 1906, стр. 129; Степанов, 1928, стр. 353—354; Маслов, 1947, стр. 82; Шайкин, 1956, стр. 287—289; Croft, 1952, стр. 202; Horn af Rantzien, 1954, стр. 25).

Пиа называет этот процесс «органическим отложением извести».

Согласно рентгенокристаллографическому анализу Карльстрома (Horn af Rantzien, 1959₁, стр. 239), «спелые» известковые оболочки *Chara globularis* состоят из кальцита.

Во всех исследованных Хорном аф Рантцином ныне живущих видах харофитов развитие известковой оболочки начинается после оплодотворения и заканчивается после спорообразования. Похоже, пишет этот автор, что это сравнительно быстрый процесс, но детали его неясны.

Известковая оболочка возникает как очень тонкое отложение вдоль внутренней стенки спиральной клетки. Одновременно, по мере утолщения, отлагаются слои вдоль боковых стенок клеток. В этой промежуточной стадии вся внутренняя часть стенки и часть боковых стенок спиральных клеток покрыта отложениями кальция, и при рассмотрении ооспорангия снаружи или в сечении представляет сильновогнутые ленты. Оставшаяся клеточная плазма расположена в углублении; снаружи живая спиральная клетка ограничена неизменной оболочкой.

Как всякий известкотолагающий организм, харофиты играют некоторую роль в образовании горных пород. Известняки и мергели образуются в результате обильного роста харофитов в озерах третичного и современного периода. Обычно карбонат, выделяемый вегетативными частями (главным пороодообразующим элементом харофитов), представляет собой довольно чистую известь (94% CaCO_3 — Твенхофел, 1936, стр. 281; Grabau, 1932, стр. 471).

Дэвис (Davis, 1900) приводит анализ минеральной части слоевища современной *Chara* sp.: CaCO_3 — 93,86%, MgCO_3 — 2,93%, SiO_2 — 2,4%, R_2O_3 — 0,89%. Главную часть кремнекислоты нужно отнести за счет диатомовых водорослей, живущих на харофитах. Шуэрт и Альдер (Schuette a Alder, 1929) приводят полный анализ минеральной части современной хары из Зеленого озера (в %): SiO_2 — 0,83; Fe_2O_3 — 0,06; Al_2O_3 — 0,81; Mn_3O_4 — 0,08; CaO — 37,82; MgO — 1,19; Na_2O — 0,35; K_2O — 0,58; Cl — 0,29; CO_2 — 39,00; S — 0,27; P — 0,06.

Отложения, образуемые современными харами, эксплуатируются в озерах с достаточно мощным осадком. Так, в Зеленом озере в Висконсине, США, вес сухого вещества водорослей, добываемых со дна, дает 2260 т с 1 га, что отвечает 40 т карбоната кальция на 1 км².

Встречающиеся иногда породы, образованные главным образом известковыми остатками харофитов, называются «харацитом». В преде-

лах СССР мне известен такой харацит из плиоцена с р. Хоолу (в южной Туве), образующий метровый пласт писчего мела, эксплуатируемого для местных нужд. Сложена эта порода мелко истертым детритусом вегетативных частей харофитов с редкими гиругонитами из орган-рода *Tectochara*. Выше и ниже лежащие мергели и известковистые глины и алевролиты иногда включают гиругониты того же орган-рода, вегетативные же части не сохраняются, так как быстро размалываются движением воды. Сохранность гиругонитов объясняется их плавучестью благодаря наличию внутренней полости, более легкой, чем вода. Такие гиругониты встречались в значительном количестве в палеогеновых морских известняках Таджикской депрессии (р. Вакш). Мэгдефрау (Mägdefrau, 1953) приводит данные Зёргеля (Soergel, 1939) и Вюста (Wüst, 1919) о хараците из межледниковых отложений окрестностей Веймара, залегающем среди травертинов и мергелей. Мощность «харового туфа», как называет харацит Мэгдефрау, достигает 1 м; сложен он главным образом обломками вегетативных частей харофитов в отличие от тувинского тонко измельченного известкового осадка. Аналогами такого осадка в Веймаре, может быть, следует считать мергели с гиругонитами харофитов, которые залегают выше и ниже «харового туфа».

Хотя работ, посвященных породам, образованным остатками харофитов, немного, но и на основании имеющегося материала можно утверждать, что харофиты имеют относительно малое значение как породообразователи.

3. ИЗУЧЕНИЕ ПОПУЛЯЦИИ У ИСКОПАЕМЫХ ХАРОФИТОВ

Для целей изучения экологии ископаемых харофитов и для сопоставления разрезов необходимо, при наличии достаточно обильного материала, проводить сравнение популяций одного и того же вида. Росс (Ross, 1960) проделал такую работу для свиты Моррисон (юра) в Колорадо (США). Росс составил ряд диаграмм для восьми определенных им видов по шести разрезам. Для каждого вида составлены графики, содержащие геологические разрезы — колонки свиты Моррисон с грубой литологией (известняки, песчаники, сланцы) — и диаграммы популяций, привязанные к этим колонкам.

Диаграммы составлялись следующим образом. По оси абсцисс откладывалась ширина, а по оси ординат высота гиругонита. На диаграмму в виде точек наносились измерения данного образца. Здесь же приведено количество спиралей, видимых сбоку. Для большей компактности помещался лишь участок диаграммы, с величинами от 250 до 500 μ .

Из сравнения диаграмм видно, как изменялись популяции в зависимости от изменения условий жизни харофитов. Кроме того, можно заметить и изменение популяций во времени, что обусловлено эволюционным процессом и появлением разновидностей или подвидов данного вида. Для примера Росс приводит диаграмму измерения величины гиругонита и спирального показателя у *Chara canescens* и его подвида *Ch. canescens cerosa*. Мы считаем, что методика Росса правильна, но было бы лучше по оси абсцисс откладывать высоту или длину гиругонита или утрикула, а по оси ординат — ширину его, так как мы привыкли ориентировать плоды харофитов вертикально, а не в лежащем положении.

Несколько иначе пользуется статистическим методом Тонджиорджи (Tongiorgi, 1956). Он приводит две диаграммы, из которых первая определяет изменения размеров гиругонитов и составлена так же, как у Росса. Автор на диаграмме применил различные обозначения для гиругонитов с выпуклыми и с плоскими спиралами. Вторая диаграмма характеризует частоту встречаемости гиругонитов разных размеров. По

оси абсцисс на ней откладывается частота встречаемости, а по оси ординат — длина и ширина гиригонитов, обозначаемые различными знаками. В результате получаются две кривые, которые в своем максимуме дают представление о «нормально» «спелых» гиригонитах с нормальным обызвествлением. При помощи таких диаграмм гиригониты были расчленены на две группы: «молодых» и «нормальных», или «спелых». Критерием для расчленения служили как величина гиригонита, так и уплощенность поверхности спиралей.

Другие исследователи придерживаются иной методики (Реск, 1957; Grambast, 1960; Horn af Rantzien, 1959₂) изображения и сравнения размеров гиригонитов харофитов. Они составили отдельные диаграммы в виде ряда колонок, показывающих процент гиригонитов, длину, ширину и количество витков, видимых сбоку. Таким образом, для каждого вида строились три диаграммы, на которых по оси ординат откладывались длина, ширина гиригонитов и количество витков, видимых сбоку, а по оси абсцисс — проценты. Такие диаграммы позволяют более детально сравнивать изменения гиригонитов (длину, ширину и количество витков) у данного вида, но не дают возможности сопоставлять их с популяциями другого вида в геологическом разрезе в зависимости от петрографического состава включающих гиригониты пород.

Поэтому для палеонтологических целей предпочтительнее методика Пэка, Грамба и других — в виде колонок, а для стратиграфических сопоставлений — диаграммы с точками, применяемые Россом.

В работе Тонджиорджи 1956 г. была приведена кривая распределения размеров гиригонитов *Tectochara etrusca* Tongiorgi и сравнение ее с теоретической кривой, вычисленной по теории вероятности (кривая Гаусса, или биномиальная). Отклонение эмпирической кривой наблюдалось главным образом в малых величинах, что вызвало необходимость выяснить причины отклонения. Для этого Тонджиорджи (1959) изучил вариации размеров гиригонитов у ныне живущих хар из оз. Массациукколи (Италия), собранных в разные сроки летней вегетации — в марте, 22 июля и 12 августа 1957 г. Исследовались главным образом два последних образца во время наиболее полной вегетации растения.

Сравнение диаграмм вариаций размеров и кривых распределений показывает: 1) что из образцов, собранных в разное время, получены разные данные; 2) что кривые распределения отличаются от кривой Гаусса большим количеством малых величин гиригонитов, чем это следует по теории вероятности. Наблюдения показывают, что мелкие экземпляры гиригонитов (морфологически одинаковые с крупными) обладали созревшими, нормальными ооспорами, но с «недоразвитой» известковой оболочкой. Для проверки этого были произведены измерения ооспор тех же образцов, без известковой оболочки, которую удалили путем растворения в кислоте. Построенные эмпирические кривые распределения оказались близкими (в пределах ошибок измерений) к кривой Гаусса.

Тонджиорджи пришел к выводу: 1) что мелкие гиригониты одного и того же вида не являются юными и недозрелыми, как думали ранее исследователи ископаемых харофитов, и 2) что или происходила декальцификация известковой оболочки, или существовала нехватка извести при отложении ее в спиральных клетках, что объясняется изменением температурного режима водоема в связи с сезонными колебаниями.

Глава VII

СТРАТИГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ИСКОПАЕМЫХ ХАРОФИТОВ И ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКИЕ СХЕМЫ

В последние годы изучением стратиграфического распространения харофитов и их гипотетических филогенетических связей занимались многие исследователи (Matthes, 1956; Маслов, 1957; Mädler, 1957; Grambast, 1959_{1, 2}; Колесников, 1960).

Первую таблицу стратиграфического распределения харофитов мы находим у Гровза (Groves, 1933), но так как он не относил сицидии и трохилиски к харофитам, эта таблица начинается с карбона, где помещена *Palaeochara acadica* Bell. Далее следует триас с *Chara rauwi* Leriche, юра и мел с *Clavator* и *Chara* и третичные (разделенные на ярусы) — с многочисленными *Chara*, *Nitella*, *Tolypella*, *Lagynophora*, *Kosmogyna* и др.

В кратком обзоре ископаемых харофитов, данном Пэком (Peck, 1946), не содержится четкой таблицы их распространения, а имеются указания на геологический возраст того или иного «рода».

Упомянутые пять исследователей напечатали несколько схем стратиграфического распространения харофитов или филогенетические таблицы с геологической колонкой, при помощи которой можно сделать заключение о стратиграфическом распространении той или иной таксономической единицы.

Мы остановимся на некоторых, наиболее ярких примерах руководящих форм и на стратиграфических схемах.

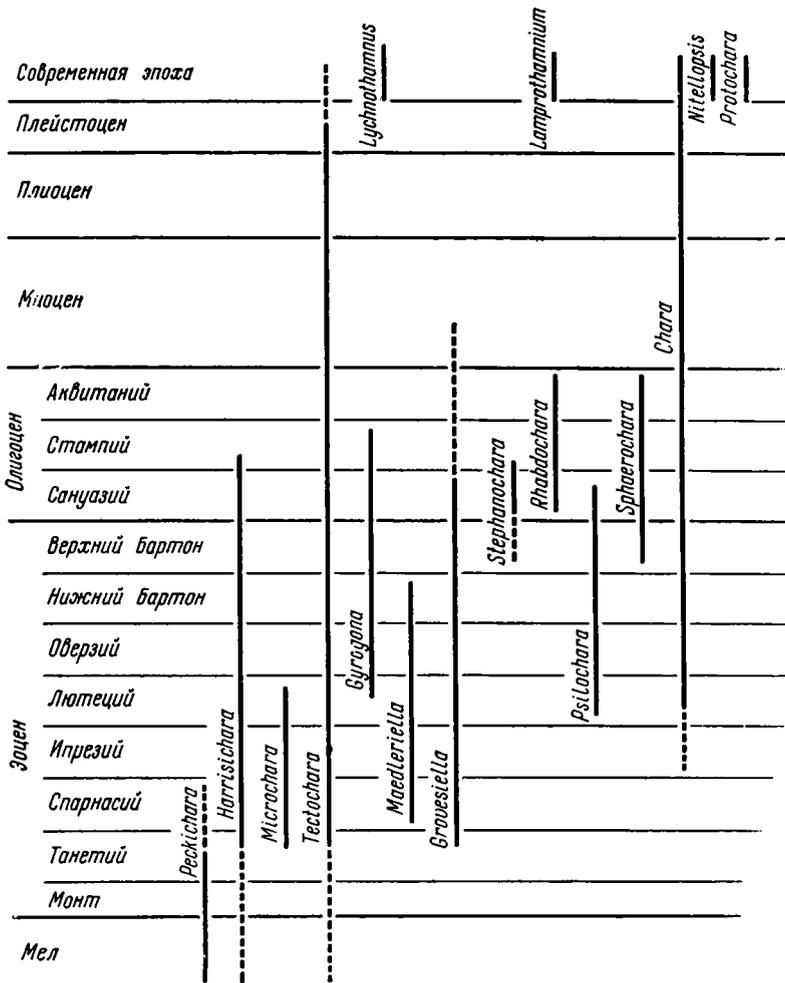
Длительные исследования и многочисленная литература (см. указатель к литературе) о сицидиях и трохилисках с убедительностью доказали, что эти формы встречаются только в девоне и нижнем карбоне. Хотя еще нет сводки, показывающей распределение отдельных видов по разрезу, но из работ Пэка можно уже сделать вывод о том, что в ярусах девона и карбона имеются свои руководящие виды.

Исследование меловых харофитов в последние годы с убедительностью показало руководящее значение *Atopochara trivoltis* Peck. Этот вид распространен очень широко в апте Венгрии (Räsky, 1945, 1956, 1958), США (Peck, 1946, 1957), Сирии (Bellen, 1948), Африки (Emberger et Magné, 1956), Узбекистана (Грамм и Преображенский, 1953).

Несомненно, что многие харофиты, найденные в других горизонтах, будут стратиграфическими руководящими ископаемыми. Для примера мы приведем одну из последних схем, составленных Грамба для третичных харофитов (Grambast, 1959₁). Эта схема должна в дальнейшем сильно измениться в сторону большей детализации, но и в настоящем ее виде она интересна для стратиграфа (фиг. 39).

Другая схема того же автора касается общей «структурной эволюции харофитов» от девона до современного периода (Grambast, 1959₂). Эта схема (фиг. 40) должна быть сильно изменена, поскольку Хорн аф

Рантцин исключил орган-род *Aclistochara*, а род *Tolypella* не встречается в ископаемом состоянии. Формы, описанные ранее под этим родовым названием, должны быть переименованы и описаны вновь, что даст еще большую дробность в распределении орган-родов по вертикали.



Фиг. 39. Распространение некоторых родов и орган-родов в третичных отложениях (по Grambast, 1957)

Хорн аф Рантцин (Horn af Rantzien, 1959₁) при сравнении органов плоношения современных и ископаемых харофитов указывает, что мезо-кайнозойские роды и орган-роды *Tolypella*, *Lychnothamnus*, *Lamprothamnium* не встречаются в ископаемом состоянии. Виды, описанные (Mädler и др.) под родовым названием *Tolypella*, не относятся к этому роду. На основании работы Хорна аф Рантцина можно составить следующий список родов и орган-родов:

Stellatochara: триас.

Echinochara, *Latochara*: юра.

Charites: верхняя юра — плиоцен.

Clavator: верхняя юра — нижний мел.

Obtusochara: нижний мел.

Гирогониты, близкие к *Grambastichara*: верхняя юра — нижний мел.

Tectochara: апт (?) — четвертичные отложения.

Lagynophora: палеоцен.

Nodosochara: палеоцен — эоцен.

Peckichara, *Harrischara*: *Raskyaechara* — палеоцен — олигоцен.

Sphaerochara, *Brevichara*: эоцен — олигоцен.

Raskyella, *Maedleriella*: эоцен.

Rhabdochara: олигоцен.

Croftiella, *Maedlerisphaera*: олигоцен — миоцен.

Nitella, *Nitellopsis*: четвертичное время.

Chara: эоцен — четвертичное время.

Такого же рода примером может служить таблица Фройнда (Freund, 1957), в которой приведено распределение некоторых орган-видов харофитов по стратиграфической колонке (фиг. 41). Все замечания, сделанные для схем Грамба, остаются в силе и для этой таблицы.

Ввиду того что изучение харофитов находится еще в стадии накопления фактического материала и пересматриваются прежние определения, приведенные схемы и списки в будущем должны значительно измениться, почему мы и не разбираем детально эти работы. Приведем также без особых комментариев схему Ч. М. Колесникова (1960), дополненную позднейшими сведениями, как материал, иллюстрирующий степень встречаемости ископаемых харофитов в СССР (табл. 3).

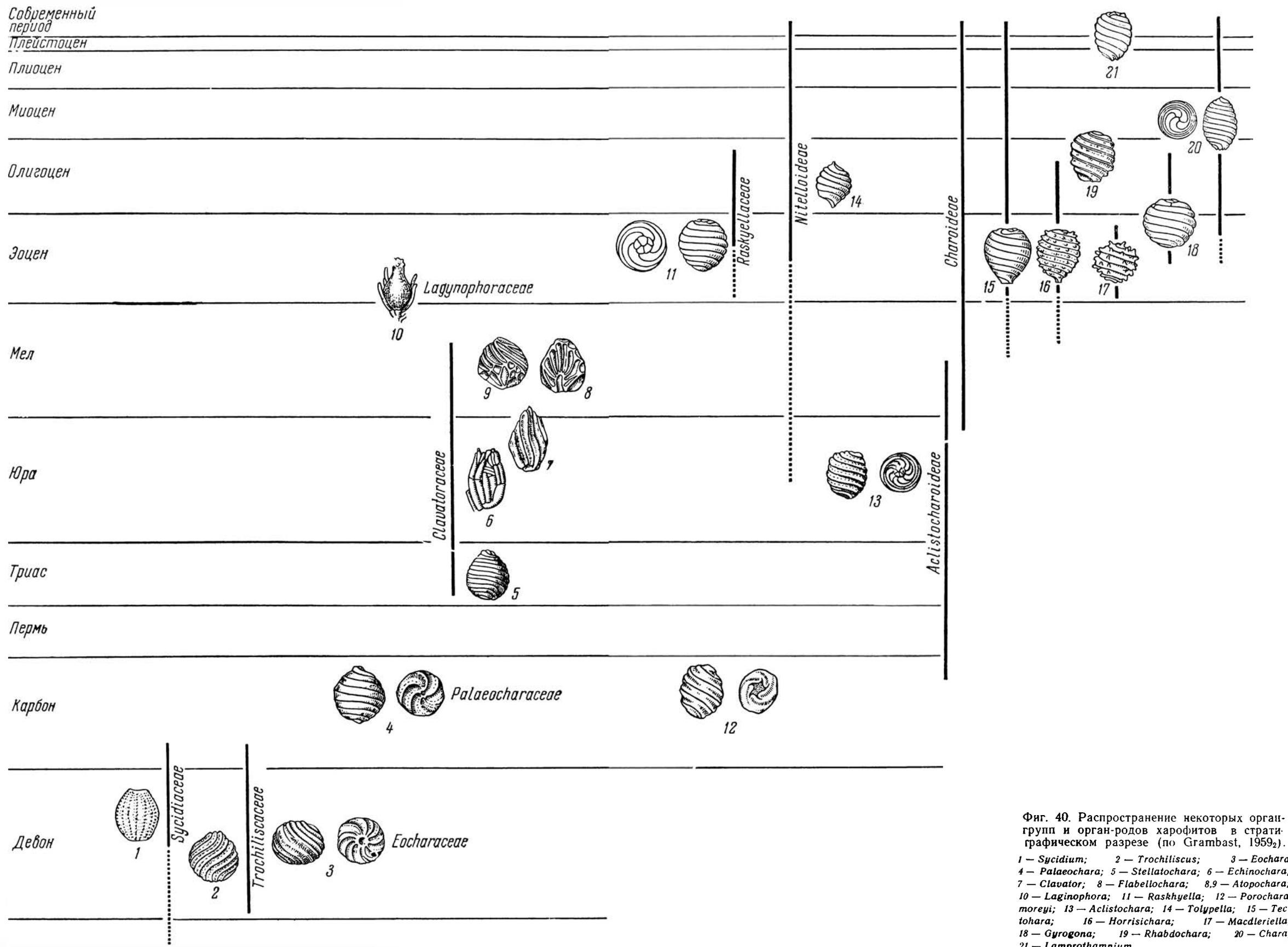
Таблица 3

Географическое и стратиграфическое распространение ископаемых харофитов в СССР (по Ч. М. Колесникову, 1960, — с дополнениями)

Регион	Геологический возраст																		
	D ₁	D ₂	D ₃	C ₁	C ₂	C ₃	P	T ₁	T ₂	T ₃	J ₁	J ₂	J ₃	Cr ₁	Cr ₂	Tr ₁	Tr ₂	Q	
Белоруссия		+																	
Главное девонское поле		+	+	+															
Подмосковная котловина			+															+	+
Донбасс						+													
Донская Лука								+											
Украинское Причерноморье																			+
Кавказ																	+	+	
Апшеронский полуостров																		+	+
Урал		+	+				+												
Западно-Сибирская низменность																			+
Узбекистан															+				+
Киргизия															+				+
Казахстан									+										+
Забайкалье															+				+
Западная Украина и Закарпатье	+																		+
Молдавия															+				+

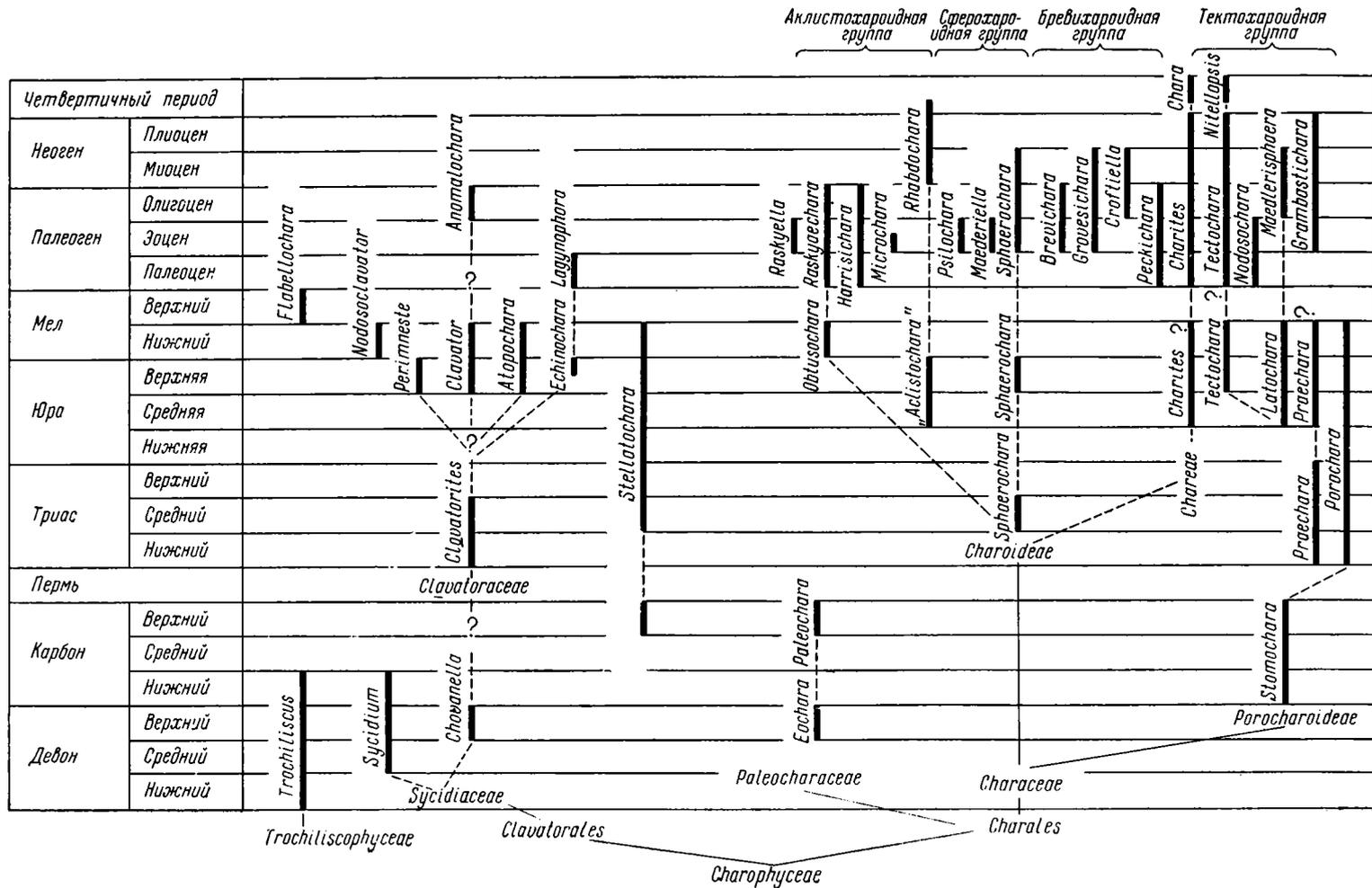
Из приведенных примеров можно сделать обнадеживающий вывод о стратиграфическом значении ископаемых харофитов. Несмотря на скептическое отношение старых авторов (Гровз и др.), харофиты приобретают важное стратиграфическое значение.

Мы не будем сейчас говорить о филогении ископаемых харофитов, так как это требует новых исследований, на основе новых методических установок и новой классификации. Эту задачу приходится отложить на будущее, когда накопится достаточный фактический материал.



Фиг. 40. Распространение некоторых органо-родов харофитов в стратиграфическом разрезе (по Grambast, 1959₂).

- 1 — *Sycidium*; 2 — *Trochiliscus*; 3 — *Eochara*
4 — *Palaeochara*; 5 — *Stellatochara*; 6 — *Echinochara*;
7 — *Clavator*; 8 — *Flabellochara*; 8,9 — *Atopochara*;
10 — *Laginophora*; 11 — *Raskhyella*; 12 — *Porochara moreyi*;
13 — *Actistochara*; 14 — *Tolypella*; 15 — *Tectochara*;
16 — *Horrisichara*; 17 — *Macdleriella*;
18 — *Gyrogona*; 19 — *Rhabdochara*; 20 — *Chara*;
21 — *Lamprothamnium*



Фиг. 42. Схема распространения харофитов в стратиграфическом разрезе

Укажем только, что, по-видимому, водоросли сем. Clavatoraceae зародились в девоне, как и Charales и Trochilisciales, и что орган-роды *Sycidium* и *Chovanella* войдут в состав или Clavatoraceae, или Trochiliscaceae. Прежний порядок Sycidiales должен быть исключен, так же как «подсемейство» Aclistocharoideae и «семейства» Kosmogyraceae и Lagynophoraceae.

Красивая схема эволюции харофитов Грамба устарела еще в год ее издания, так же как и схемы стратиграфического распределения семейства харофитов Ч. М. Колесникова и В. П. Маслова. В частности, заметим, что Маслов и Грамба считали самым древним харофитом орган-род *Sycidium* и предполагали, что сем. Clavatoraceae с утрикулом, по геологическим данным, появилось в юре. Сейчас в этом можно сильно усомниться, поскольку *Sycidium* является утрикулом, а не гирогенитом. Несомненно одно: ветвь Charales такая же древняя, как и Trochilisciales, а сем. Clavatoraceae, может быть, является мезозойской ветвью Charales, а может быть, и значительно более древним.

Несмотря на высказанные соображения, мы даем схему классификации и распространения орган-родов и родов в стратиграфическом разрезе по данным на 1961 г. Эта рабочая схема представляет собой итог исследований, проведенных до настоящего времени, и дается для общей ориентировки. В ней учтены последние работы Хорна аф Рантцина и других исследователей. Орган-роды *Sycidium* и *Chovanella* условно отнесены к порядку Clavatorales.

Таким образом, согласно схеме, все харофиты делятся на два класса: Trochiliscophyceae и Charophyceae. Последний класс делится на два порядка — Clavatorales и Charales. Порядок Clavatorales разделен на семейства Sycidiaceae (?) и Clavatoraceae. Орган-род *Stellatochara* остается пока вне семейства, так как правильность отнесения его Хорном аф Рантцином к сем. Clavatoraceae другие исследователи оспаривают (Пэк). Порядок Charales разделяется на семейства Palaeocharaceae и Characeae. Семейство Palaeocharaceae вымирает в палеозое. Семейство Characeae делится на два подсемейства — Charoideae и Porocharchoideae. Филогенетические взаимоотношения пока выяснить невозможно (фиг. 42).

Глава VIII

ТЕХНИЧЕСКИЕ ПРИЕМЫ, ПРИМЕНЯЕМЫЕ ПРИ ИЗУЧЕНИИ ИСКОПАЕМЫХ ХАРОФИТОВ

1. МЕТОДИКА ВЫДЕЛЕНИЯ И ШЛИФОВАНИЯ ГИРОГОНИТОВ

Крофт (Croft, 1952), изучавший девонские харофиты, для дезинтеграции и выделения известковых гиругонитов из мергелистых и глинистых пород много часов кипятил их в слабом растворе соды, после чего отмывал их водой и отбирал иглой. Для дальнейшего исследования и фотографирования производилось опыление гиругонитов тонким осадком хлористого аммония при помощи аппаратуры, описанном Тичертом (Teichert, 1948). Для исследования органических остатков гиругониты погружали в 1%-ный раствор HCl, а нерастворимые части переносили пипеткой на предметное стекло и больше уже не обрабатывали.

Методика выделения харофитов из рыхлых пород ничем не отличается от способа выделения фораминифер и основана главным образом на отмучивании и отборе.

Техника отбора микрообъектов рассматривается в руководствах по микропалеонтологии и изучению фораминифер. Специальный аппарат для облегчения и убыстрения отборки микрообъектов предложил в 1939 г. Франкэ. Некоторые советы о выделении фораминифер при помощи тяжелых жидкостей дает Ходсон. Между прочим, он предлагает способ выделения гиругонитов из карбонатных пород путем травления окружающей породы кислотой, которую наносят кистью на поверхность породы вокруг выделяемого объекта.

Для третичных харофитов Причерноморского побережья автор настоящей работы применял метод водного ситового анализа. Глинистую или песчано-глинистую породу предварительно распускали в ведре воды, осторожно взмучивая, но не перетирая. Взмученную массу с водой пропускали через сита с отверстиями диаметром 2; 0,5; 0,25 мм. Зерна более 2 мм и менее 0,25 мм отбрасывали. Из оставшихся фракций харофиты отбирали под лупой.

Выделенные плоды и вегетационные части харофитов помещают в обычные камеры, дно которых сделано из фотобумаги (на нее легко приклеить объект). Необходимо плотно подогнать крышку камеры (крышки лучше делать из толстой плоской пленки), так как плоды харофитов легко перекатываются, попадают в щель между крышкой и камерой и, будучи хрупкими, при выдвигании крышки раздавливаются.

Переносить плоды харофитов можно препаративной иглой или, лучше, влажной колонковой кисточкой № 1 с малым количеством волосков. Чаще плоды харофитов пустотелы и при надавливании легко ломаются, что необходимо помнить при работе с иглой или пинцетом. Существуют пневматические иглы с внутренним каналом, к которым ископаемое при втягивании воздуха прилепляется, а при выходе воздуха отлепляется.

Ряд статей посвящен цементации микрообъекта пластмассой или бакелитом для последующего шлифования. На этом вопросе мы остановимся несколько подробнее.

Много полезных сведений о способах шлифования микрообъектов и скрепления их пластическими массами можно найти у К. В. Миклухо-Маклай (1960) и у Е. П. Бочкова (1960), но, по-видимому, наиболее эффективный способ предлагает Л. П. Гроздилова (1960, стр. 25--29) гирогонит необходимо заделать в пробку, для чего «в пробке делается углубление, которое заливается расплавленным канадским бальзамом. После остывания бальзама раковина шлифуется вместе с пробкой... Контролирование пришлифовки проводится часто, и, в случае искривления плоскости, ее исправляют с помощью нагретой на огне препаровальной иглы...».

Ниже мы ознакомимся с некоторыми методиками, предложенными за рубежом и с методикой, употреблявшейся нами.

1. Гирогонит помещают в стеклянное кольцо, поставленное на стеклышко и заливают канадским бальзамом. Когда бальзам затвердеет, нижнюю часть шлифуют до нужного среза и приклеивают к предметному стеклу. Дальнейшее приготовление шлифа производят обычным способом.

2. Отдельный гирогонит приклеивают канадским бальзамом к стеклянной палочке и затем осторожно пришлифовывают на стекле до нужного сечения. После этого гирогонит пришлифованной поверхностью наклеивают на предметное стекло и дошлифовывают до нужной толщины. Этим способом пользовался В. М. Дёмин (устное сообщение).

Метод, употреблявшийся Хорном аф Рантцином (Horn af Rantzien, 1959₁), нами не испробован. По его словам, образец гирогонита погружали в цилиндрические стаканчики 10 мм высотой и 20 мм диаметром, с мономерным метилметакрилатом, с соответствующим количеством катализатора и оставляли для полимеризации при температуре +65° После полимеризации образцы шлифовали до нужной толщины и монтировали в канадский бальзам в виде шлифов.

Для приготовления разрезов через мембраны после растворения кальцины в 5%-ной соляной кислоте этот же автор употреблял смесь из одной части бутилметакрилата и восьми частей метилметакрилата, сваренную до консистенции сиропа. Погруженный в пластмассу образец оставляли стоять около 100 часов при температуре +80° После полимеризации мембраны разрезали микротомом. Кроме случайного небольшого сморщивания эндоспорин, погружение в пластмассу никак не сказывалось на мембранах.

Леклерк и Дизери (Leclercq et Disery, 1950) предлагают три метода для получения палеоботанических объектов, которые можно было бы резать пилой и шлифовать. Один из них относительно прост: объект погружают в чистый ксилол на 12 часов, после чего помещают на 3 дня в смесь из $\frac{1}{4}$ канадского бальзама и $\frac{3}{4}$ ксилола, затем его выпаривают в течение 3—4 часов на платине, нагретой до 90°, до тех пор, пока бальзам не сделается золотисто-желтым, а после охлаждения слегка хрупким. При втором способе образец нагревают и полимеризуют под давлением. Третий способ требует аппаратуры, которая позволяла бы под вакуумом подливать пластмассу. Таким образом, два последних способа для получения массовых шлифов мало пригодны.

2. ДЕРЖАТЕЛЬ МИКРООБЪЕКТОВ

Во многих случаях при палеонтологических и других исследованиях под микроскопом или бинокулярной лупой встречается необходимость рассмотреть объект с разных сторон. В частности, такая необходимость

возникает при изучении и фотографировании остатков от органов плодоношения харовых водорослей, у которых должны быть обязательно описаны вершина, основание и вид сбоку. В этих случаях исследователю приходится для каждого положения укреплять объект исследования на плоскости, что бывает затруднительно, в особенности если нижняя часть объекта заострена. Для облегчения манипуляций предлагается описываемый ниже держатель системы МД-1 (Маслов, 1961).

Держатель состоит (табл. II, 5) из цилиндрического кронштейна со стопорными винтами и штифта, свободно вдвигающегося в верхнюю часть кронштейна и несущего изучаемый объект. Нижняя часть кронштейна неподвижно прикрепляется к столику микроскопа или биноклярной лупы при помощи выемки, в которую вставляется край столика микроскопа, и нижнего стопорного винта. Верхняя часть кронштейна представляет массивный цилиндр, вращающийся на нижней части и имеющий сквозное (через центр) цилиндрическое отверстие по диаметру штифта, проходящее через весь цилиндр в горизонтальном направлении. Вверху, в центре кронштейна, ввинчивается верхний стопорный винт, который доходит до штифта и закрепляет его в нужном положении. Под штифтом с внешней стороны кронштейна находится боковой стопорный винт, который закрепляет в нужном положении вращающуюся верхнюю часть кронштейна. В первом варианте на этом же боковом винте (по предложению Т. В. Далматова), проходящем через прорезь сбоку, держится верхняя часть кронштейна. Стопор прижимает края прорези к внутреннему цилиндру нижней, неподвижной части кронштейна и закрепляет ограниченное (30—40°) вращение верхнего цилиндра.

Штифт представляет собой цилиндр, длиной 10—15 см и диаметром 5 мм, с конусообразно заточенным концом, который имеет на конце конуса фасетку диаметром 0,5 мм. К этой фасетке приклеивается изучаемый объект.

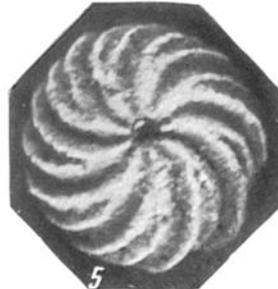
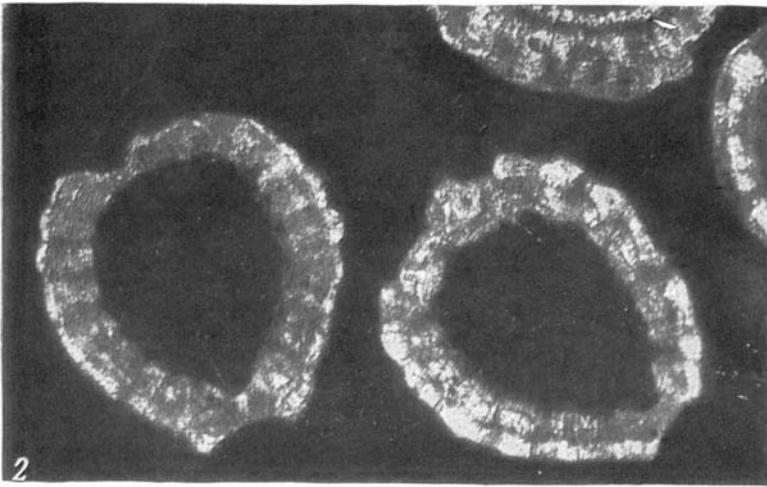
При пользовании держателем кронштейн закрепляют сбоку столика микроскопа при помощи нижнего винта так, чтобы штифт мог достигнуть оси микроскопа. После этого штифт вынимают из кронштейна и на его конец приклеивают раствором сахара или пластилином микроскопический объект. Затем переднюю часть штифта вместе с объектом продевают через отверстие кронштейна и выдвигают до оси объектива. Вначале производится юстирование по оси кронштейна, а когда он закреплен, выдвигая штифт и поворачивая его вокруг собственной оси, устанавливают объект в поле зрения в нужном положении, после чего, штифт закрепляют верхним стопором.

Для открепления объекта достаточно опустить конец штифта в каплю воды: сахар растворится и объект легко освобождается.

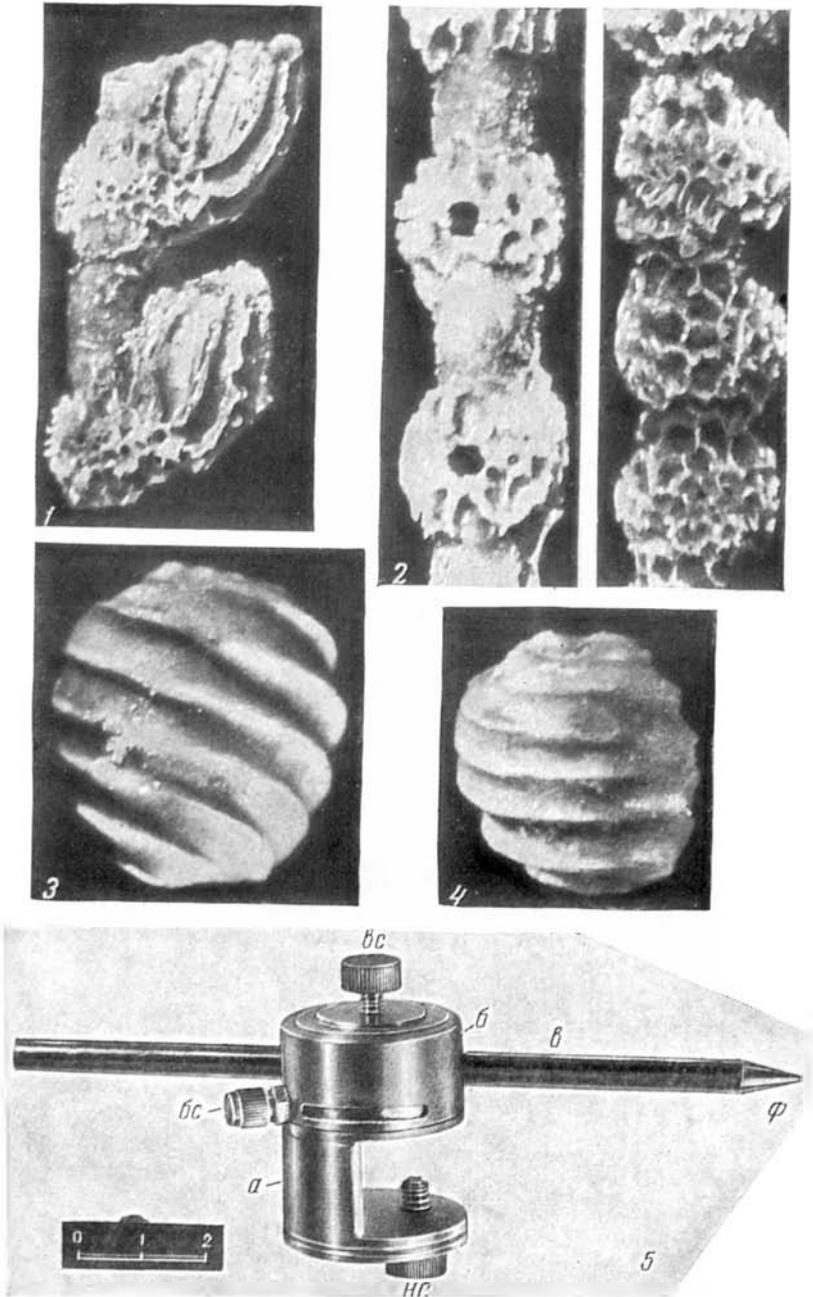
Относительно большая толщина штифта взята из следующих соображений: при продевании через отверстие кронштейна объект при малой толщине штифта может легко задеть стенки отверстия и потеряться. Были проделаны пробы со штифтом диаметром 2 мм и, действительно, оказалось, что работать с ним труднее. При толстом штифте достаточно аккуратно вдвинуть по оси отверстия конец штифта до его постоянного диаметра, чтобы быть гарантированным от потери объекта.

Держатель данной системы удобен и прост в употреблении, позволяет быстро работать и надежно закреплять объект в нужном положении. Конечно, в каждом отдельном случае исследователь должен соответствующим образом прикрепить объект к концу штифта. Так, удлинненные объекты прикрепляются с боковой стороны, что позволяет рассматривать их сбоку и с двух концов.

Таблица I



1, 2 — *Tectochara merianii* Grambast из третичных отложений Киргизии, продольные сечения, $\times 50$
1 — николи ||, 2 — николи \perp . Базальная пластинка не сохранилась. (Материалы В. П. Маслова).
3, 4, 5 — *Trochiliscus (Karpinskya) oscolensis* Samoilova из живецкого яруса Курской обл. $\times 45$.
3 — вид сбоку, 4 — вид сверху, 5 — вид снизу (Фото Р. Б. Самойловой).



1, 2 — *Clavator reidii* Groves из пурбека Англии (по Harris, 1939). 1 — вид сбоку двух утрикулов, сидящих на центральном побеге (известковом стержне); 2 — центральные побеги с мутовками ответвлений и шиповатых «клеток».

3, 4 — один и тот же гиригонит (*Grovesichara stiriaca* Unger), снятый сбоку при разных положениях и разной степени освещенности. 3 — $\times 40$; 4 — $\times 30$. (Материалы В. П. Маслова).

5 — наружный вид держателя микрообъектов (по В. П. Маслову, 1960).

а — кронштейн, прикрепляющийся к краю столика микроскопа своей нижней частью; б — верхняя вращающаяся часть кронштейна; в — штифт с фасеткой (ф), несущей микрообъект; стопорные винты: нс — нижний, вс — верхний, бс — боковой. Масштаб в см

Предлагаемый держатель может быть сделан из алюминия или из пластмассы.

Для поддержания объектов размером менее 0,5 мм конус штифта должен быть более острым, а фасетка для прикрепления объекта, соответственно, меньшего диаметра. Для объектов размером в десятки микрон можно пользоваться тонкими заточенными иглами, которые можно вставлять в отверстие, высверленное на конце штифта, но и в этом случае лучше приклеить объект к игле, уже вставленной в штифт, а затем уже вставлять штифт в держатель.

Размеры кронштейна не приводятся, так как это не имеет принципиального значения и можно употреблять кронштейны разной величины. При первом варианте опыта использовался кронштейн с диаметром цилиндра 2,9 см, высотой 3,7 см, с выемкой для столика 1,7 см. Для микроскопов с толстыми столиками выемка и высота кронштейна должны быть больше.

3. ФОТОГРАФИРОВАНИЕ ХАРОФИТОВ

Иллюстрации при изучении харофитов имеют первостепенное значение. Описание без иллюстраций не имеет смысла. В последние годы принято фотографировать остатки харофитов, хотя на фотографиях многие детали не всегда получаются достаточно ясными.

Советы о способах фотографирования микрообъектов можно найти у В. В. Кривоборского (1960).

Наилучшие результаты фотографирования нами были получены не при помощи специальных аппаратов (МБС и т. п.), а путем обычной фотонасадки (мех на штативе) к микроскопу, со съемкой на плоской пленке, с тремя осветителями и с окулярами «Гамаль». Для того чтобы на изображении плод выглядел округлым, необходимо один из источников света поместить сбоку, и он должен быть сильнее других. Второй осветитель слегка подсвечивает затененную часть, а третий направляется перпендикулярно «ребрам», «бороздам» и т. д., чтобы выявить рельеф поверхности гирогонита или утрикула. Фон выбирается или черный, или белый. В первом случае работать легче. Регулировать подсвет фона так, чтобы он был белым, а не серым, — трудно. Фотографировать можно на темном фоне, в дальнейшем ретушируя негатив, замазав фон черной или красной тушью, но при обводке контура изображения требуется большая аккуратность и значительная затрата труда.

При фотографировании таких выпуклых микрообъектов как плоды харофитов, необходимо иметь объектив с внутренней диафрагмой. Без диафрагмы на объективе края фотографируемого предмета будут не в фокусе. Если такого объектива нет, можно в плотной бумаге сделать круглое отверстие иглой и такую диафрагму прикрепить на наружной поверхности объектива, но работать с такой диафрагмой труднее, так как видимость ухудшается, а раздвинуть диафрагму невозможно.

Плоды харофитов необходимо фотографировать в трех положениях: сверху, сбоку и снизу. Для каждой фотографии нужно закрепить гирогонит, что достигается или при помощи микродержателя (см. выше), или следующим образом: обыкновенную фотопластинку проявляют, фиксируют, промывают и высушивают. На желатиновую поверхность ее наносят каплю воды, которую через несколько секунд стирают ваткой. Объект для фотографирования переносят кисточкой на увлажненное место и под лупой устанавливают иглой в нужном положении. Влажная желатина позволяет закрепить объект даже на остром основании. Фурнир (Fournier, 1956) предлагает особый состав для прикрепления, что совершенно излишне.

Недостаток последнего метода заключается в том, что приходится неоднократно закреплять один и тот же объект под бинокуляром. Неудобство фотографирования при помощи микродержателя состоит в том, что вместе с объектом на снимке получается изображение конца штифта держателя, которое приходится закрывать ретушью на негативе или позитиве. Фотографируют харофиты обычно в сухом виде, но Хорн аф Рантцин (1959₁) приводит хорошие фотографии харофитов, погруженных в ксилол.

Для создания матовой поверхности фотографируемого объекта обычно поверхность ископаемого покрывают хлористым аммонием. Коммингс (Cummins, 1956) предлагает иную методику: после промывки грязных объектов в воде кисточкой образец помещают на обычное предметное стекло с ямкой; здесь его в течение некоторого времени (до 5 минут) промывают кистью в 10%-ном растворе азотнокислого серебра. Излишки раствора удаляют сухой кистью, после чего образец высушивают; сухой образец промывают кистью обычным проявителем и оставляют в излишках раствора на 1—2 минуты. Затем излишек проявителя удаляют и образец высушивают. Интенсивность затемнения образца может быть увеличена повторным погружением в проявитель. В результате образец покрывается очень тонким темным слоем, который достаточно прочен, чтобы выдержать легкие прикосновения. Затемненный объект дает наибольший эффект при фотографировании на белом фоне. Затемненные образцы очищаются от темного слоя энергичной промывкой кистью в теплой воде.

Фурнир (1956, стр. 48) не рекомендует применять этот способ, так как свет поглощается объектом и изображение получается слишком темным, что заставляет увеличивать выдержку; кроме того, металлический блеск поверхности объекта дает блики. Этот автор советует при фотографировании поверхности объекта красить его, если он прозрачен. Окрашивание производится кистью бурыми чернилами («Skríp» № 12).

Окрашивание харофитов желательно, чтобы выделить обычно плохо видимые швы. Фотографирование светлых гиругонитов производится быстрее, так как требует более короткой выдержки.

Хорн аф Рантцин (1952₂) предложил методику окрашивания гиругонитов и хранения голотипов в пластмассе. Первоначально ооспорангии промывают в эфире, затем их, для лучшего окрашивания, погружают на несколько минут в раствор соды. Хороший эффект дает также травление гиругонитов в слабой уксусной кислоте. В результате этой операции скульптура обычно делается более четкой. Окрашивают гиругониты гематоксилином или метиленовой синью. Борозды при этом делаются темными, и швы хорошо выделяются.

У Фурнира (1956) можно найти ряд советов по микрофотографированию и его теоретические обоснования. Он рекомендует фотографировать гиругониты погруженными в глицерин, хотя дает снимки и с сухого объекта. Хорн аф Рантцин считает, что для сравнения лучше все снимки делать с сухих гиругонитов. Однако глицерин дает более резкие контрасты и выявляет детали, не заметные в сухих объектах.

4. ХРАНЕНИЕ МИКРОФОТОГРАФИИ

При большом количестве мелких фотоснимков удобно сделать фототеку следующим образом. Два листа прозрачного пластика размером в обычный лист писчей бумаги сшивают по краям с трех сторон. Намечают прямоугольники нужного размера (9×12; 6×9; 4,5×6) и прошивают их вдоль и поперек (для фотографий размером 9×12 их будет 4, для фото 6×9 — 16 и т. д.) Затем в верхнем пластиковом листе, в верхней или боковой стороне каждого прямоугольника, делают про-

резь, чтобы получились карманы, в которые и помещают фотографии. При изготовлении карманов удобнее прорезь делать до прошивки, так как готовые прямоугольники слипаются.

Если фотоснимки поместить лицевой стороной в одном направлении, то получится нечто вроде фототаблицы, а на тыльной стороне будут видны написанные на фотографии номер образца, местонахождение его, возраст и т. д. Пленочные негативы можно рассматривать на свет.

Вынимать фотографии из карманов следует пинцетом без зубцов или же специальным пинцетом для почтовых марок, употребляемым филателистами.

5. ТЕРМИНОЛОГИЯ, ПРИМЕНЯЕМАЯ ПРИ ОПИСАНИИ ИСКОПАЕМЫХ ХАРОФИТОВ

Терминология для описания ископаемых харофитов была разработана первоначально Пэком (Peck, 1934, стр. 104). Он предложил такие термины:

1. *Базальное отверстие* (basal opening) — маленькая пора в основании гирогонита; у живых растений оно занято узловой клеткой.

2. *Клеточные желоба* (cellular furrows) — обволакивающие клетки, частично выполненные карбонатом; они имеют вид желобов в ископаемых ооспорангиях.

3. *Клеточные ребра* (cellular ridges) — облегающие клетки, целиком обызвествленные; в ископаемых ооспорангиях представлены широкими округлыми ребрами.

4. *Коронка* (coronula) — сохранившаяся часть ($1/3$ — $2/3$) маленьких клеток, оставшихся на вершинных концах спиралей и образующих более или менее резко выделяющееся кольцо только вокруг вершины; не обызвествляются у левозавернутых ооспорангиев.

5. *Облегающие клетки* (enveloping cells) — спиральнозавернутые («меридиональные» у сицидий) клетки, покрывающие оосферу.

6. *Экваториальный угол* (equatorial angle) — угол, образованный облегающими клетками и плоскостью экватора.

7. *Межреберные желоба* (intercellular furrows) — спиральные углубления в виде желоба в районе швов.

8. *Межклеточные ребра* (intercellular ridges) — спиральные выступы-ребра в районе швов.

9. *Меридиональные единицы* (meridional units) — облегающие клетки сицидий.

Недостаток этой терминологии — неточность, выражающаяся в том, что известковые отложения называются клетками, в то время как в некоторых случаях они являются результатом «физиологического отложения извести» (например, в утрикуле), т. е. внешним выделением клетки (см. гл. VI). При «органическом выделении извести» известковый осадок также не соответствует всей клетке, не может быть приравнен к ней и называться «клеткой». Поэтому большинство позднейших исследователей избегало употреблять этот термин при изучении известковых оболочек органов плодоношения харофитов. Следовательно, термины 2, 3, 4, 5, 7, 8, 9 являются устаревшими. Хорн аф Ранцин, Грамба и другие исследователи считают, что в старых работах значение для систематики названий «ребра» и «желоба», или «борозды», — преувеличено. Поэтому они и не употребляли терминов 3, 4, 7 и 8.

Ниже прилагается словарь терминов, применявшихся в настоящей работе.

Терминология, принятая в настоящей работе

Апекс. — вершина.

Апикальный -- вершинный.

Базальная пластинка (или пробка у английских авторов) — известковая табличка или цилиндрик, закрывающие с внутренней стороны базальную полость или базальную пору.

Базальная полость — пространство, заключенное между базальной пластинкой и базальными выростами основания.

Базальная пора — базальная полость в виде конуса или цилиндра, открывающаяся внутрь гиригонита.

Базальное отверстие — окончание поры с наружной стороны гиригонита.

Базальные клетки — клетки у основания ооспорангия.

Вершинная кольцевая депрессия — углубление в форме кольца по краю вершины гиригонита.

Вершинная партекальцина — известковые отложения одной вершинной клетки споростегия, которая участвует в образовании апикальной крышечки.

Гиригонит -- известковая оболочка ископаемого ооспорангия.

Зигзагообразная линия — линия, получающаяся в результате смыкания партекальцин на вершине гиригонита.

Кальцина — известковая оболочка ооспорангия.

Клеточное ребро (старый термин) — ребро в середине спиральной партекальцины.

Кольцевая депрессия — углубление в форме кольца на периферии вершины, образующееся в результате утонения в этом месте спиральных партекальцин.

Кора — условное название для обозначения периферических многоклеточных трубок, окружающих центральный стержень.

Коронка — пять или десять клеток, образующих вершинную структуру.

Лист — укороченные боковые побеги (ответвления) предельного роста, расположенные в узлах центрального побега.

Междоузлие — часть стержня между узлами.

Межклеточное ребро (старый термин) — ребро на краю спиральной партекальцины.

Мембрана, или спорина, — органическая оболочка ооспоры.

Оогоний — оосфера вместе со стерильными клетками, исчезающими после оплодотворения оосферы (термин, ранее неправильно употребленный для обозначения ооспорангия и гиригонита).

Ооспора, или орешек, — оплодотворенная оосфера.

Ооспорангий — плод харофитов вместе с оболочками.

Оосфера, или яйцеклетка, — главная клетка оогония, из которой после оплодотворения образуется ооспора.

<i>Орган-вид</i>	} условные таксономические единицы, установленные на основании изучения отдельных органов растения и не сравнимые с соответствующими таксонами целого растения.
<i>Орган-группа</i>	
<i>Орган-род</i>	
<i>Орган-триба</i>	

Орнаментация — бугры, палочки, ребра на поверхности партекальцин гиригонита или утрикула.

Партекальцина — известковые отложения одной клетки споростегия.

Периферия вершины — зона вокруг центра вершины (разного диаметра у разных гиригонитов), ниже которой строение поверхности гиригонита иное, чем на вершине.

Розетка -- рельефные выступы концов спиралей или особых партекальцин в центре вершины гиригонита.

Спираль — спиральная партекальцина, образующая главную часть гиригонита, завивающаяся вокруг его оси.

Спорангиодерм — оболочка ооспорангия.

Спорина, или *мембрана*, — органическая оболочка ооспоры.

Споростегий — оболочка, или футляр, оогония.

Спорофидий — женский гаметаангий.

Стержень (центральный) — главная несущая часть слоевища, на которой расположены ответвления (или «листья») и органы размножения.

Узел — часть стержня, от которой отходят мутовки «листьев».

Утрикул, или «известковый мешок», — внешняя известковая оболочка вегетативного происхождения вокруг ооспорангия.

Штриховка — слоистость партекальцин.

Экватор — условная линия пересечения поверхности гирогонита с плоскостью в середине, перпендикулярно длинной (вертикальной) оси.

Экваториальный угол — угол, образуемый спиральями и экватором.

ЛИТЕРАТУРА

1. Общий список литературы по ископаемым харофитам¹

- Бирина Л. М. Новые виды известковых водорослей...— Сов. геология, 1948, сб. 28, с. 154—159.
- Бочков Е. П. Новые приборы для технической обработки микрофауны.— В кн.: «Труды Первого семинара по микрофауне». Л., Гостоптехиздат, 1960, с. 132—137.
- Василенко В. К. Стратиграфия третичных континентальных отложений Зайсанской депрессии.— В кн.: «Труды Межведомственного совещания по разработке унифицированных стратиграфических схем Сибири», 1956. Л., Гостоптехиздат, 1957, с. 254—266.
- Гавриш В. К. Деякі дані про пермські та тріасові відклади Дніпровсько-Донецької западини.— Геол. журнал АН УРСР, 1955, 15, вип. 1, с. 60—65.
- Геккер Р. Ф. К этологии и экологии населения верхнедевонского моря (Главное девонское поле).— Ежегодник Всес. палеонтол. об-ва, 1935, 10, с. 71—79.
- Голлербах М. М. Современное состояние изученности флоры харовых водорослей СССР.— Сов. ботаника, 1940, № 3, с. 80—81.
- Голлербах М. М. Литературные материалы к познанию харовых водорослей СССР.— Ботан. материалы отд. споровых растений Ботан. ин-та АН СССР, 1941, 5, № 4—6, с. 61—68.
- Голлербах М. М. Систематический список харовых водорослей, обнаруженных в пределах СССР по 1935 г. включительно.— Труды Ботан. ин-та АН СССР, серия 2, 1950, вып. 5, с. 90—94.
- Голубятников Д. В. Главнейшие результаты геологических работ, произведенных на Апшеронском полуострове в 1903 г.— Изв. Геол. ком., 1904, 23, № 9, с. 289—330.
- Грамм М. Н., Преображенский А. К. Остатки оригинальных харофитов из нижнемеловых отложений Южного Узбекистана.— Докл. АН Узбекской ССР, 1953, № 1, с. 27—29.
- Гроздилова Л. П. Методика изучения палеозойских фораминифер.— В кн.: «Труды Первого семинара по микрофауне». Л., Гостоптехиздат, 1960, с. 22—29.
- Дёмин В. М. Харовые водоросли из пестроцветных отложений Донской Луки.— Ученые записки Ростовского-на-Дону ун-та, 1956, 34, геол. факультет, вып. 7, с. 53—57.
- Доброхотова К. В. Харовые водоросли в ценозах гидромакрофитов.— Труды Всес. гидробиол. об-ва, 1953, 5, с. 258—263.
- Дорофеев П. И. Плейстоценовые флоры нижней Волги и Ахтубы.— Ботан. журнал, 1956, 41, № 6, с. 820—824.
- Дорофеев П. И. О раннечетвертичной флоре дер. Жидовщины на Немане.— Докл. АН СССР, 1959, 124, № 2, с. 421.
- Карпинский А. П. О трохилисках.— Труды Геол. ком., 1906, вып. 27, с. 1—166; То же: Собр. соч., т. 1. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1945, с. 345—426.
- Карпинский А. П. 1. Заметка о трохилисках из штата Огайо.— Записки СПб. мин. об-ва, 1907, ч. 47, протоколы, с. 24—28; То же: Собр. соч., т. 1. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1945, стр. 437—439.
- [Карпинский А. П.] 2. Lettre au président de la X-me session du Congrès géologique international.— Congrès géologique international, C. R. de la X session. Mexico, 1907, p. 123—124.
- Колесников Ч. М. О стратиграфическом значении ископаемых харофитов.— Ботан. журнал, 1960, 45, № 1, с. 104—109.
- Корчагина И. А. Раннечетвертичные семенные флоры низовий р. Иртыша.— Ботан. журнал, 1958, 43, № 8, с. 1128.
- Красавина Л. К. О некоторых интересных ископаемых Charophyta из Восточного Казахстана.— Ботан. материалы отд. споровых растений Ботан. ин-та АН СССР, 1960, 13, с. 107—113.
- Красавина Л. К. К познанию ископаемых харовых водорослей.— Ботан. журнал, 1961, 46, № 9, с. 1309—1315.

¹ Работы, содержащие указания на *Chara* sp. без описания, не включены в настоящий список.

- Кривоборский В. В. Достижения в области объемного фотографирования.— В кн.: «Труды Первого семинара по микрофауне». Л., Гостоптехиздат, 1960, с. 138—187.
- Криштофович А. Н. Каталог растений ископаемой флоры СССР. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1941, с. 174, 506, 526. (Палеонтология СССР, т. 12. Прил.).
- Маслов В. П. Ископаемые хары — значение, анатомия и методика их изучения.— Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы, отд. геол., 1947, 22, вып. с. 73—87.
- Маслов В. П. Ископаемые известковые водоросли СССР.— Труды Ин-та геол. наук АН СССР, 1956, вып. 160, с. 1—300.
- Маслов В. П. К вопросу о классификации и филогении харофитов.— Докл. АН СССР, 1957, 113, № 3, с. 678—680.
- Маслов В. П. Известковые водоросли как указатели образования осадка.— Сов. геология, 1959, № 12, с. 126—128.
- Маслов В. П. Держатель микрообъектов (система МД-1).— Изв. АН СССР, серия геол., 1960, № 9, с. 113—115.
- Маслов В. П. 1. Водоросли и карбонатоосаждение.— Изв. АН СССР, серия геол., 1961, № 12, с. 81—86.
- Маслов В. П. 2. Не являются ли сицидии и хованеллы утрикулами харофитов? — Докл. АН СССР, 1961, 138, № 3, с. 677—680.
- Миклухо-Маклай К. В. Некоторые приемы шлифования выделенных из породы раковин фораминифер.— В кн.: «Труды Первого семинара по микрофауне». Л., Гостоптехиздат, 1960, с. 120—128.
- Никитин П. А. Плиоценовые и четвертичные флоры Воронежской области. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1957, с. 75, 79.
- Новик Е. О. Каменноугольные отложения и пестроцветы Днепровско-Донецкой впадины.— В кн.: «Труды Научно-геологического совещания по нефти, озокеритам и горючим газам Украинской ССР». Киев, 1949, с. 250—268.
- [Пандер Х. И.] Monographie der fossilen Fische des silurischen Systems der Russisch-baltischen Gouvernements. St.-Petersburg, 1956, 91 S.
- Подлеский В. И. Charophyta південно-західної УРСР.— Журнал Ин-та ботан. АН УРСР, 1935, № 7 (15).
- Рейтлингер Е. А., Ярцева М. В. Новые харофиты верхнефаменских отложений Русской платформы.— Докл. АН СССР, 1958, 123, № 6, с. 1113—1116.
- Романова Э. В. Неогеновые хары из Восточного Казахстана.— В кн.: «Материалы по истории фауны и флоры Казахстана», т. 3. Алма-Ата, Изд-во АН Казахской ССР, 1961, с. 99—102.
- Сайдаковский Л. Я. Биостратиграфическая схема нижнего триаса Днепровско-Донецкой впадины.— Геол. журнал АН УРСР, 1960, 20, вып. 6, с. 50—57. Текст на укр. яз.
- Самойлова Р. Б. Об озерско-хованских трохилисках.— Докл. АН СССР, 1955, 103, № 5, с. 909—911.
- Самойлова Р. Б. Новые данные по изучению трохилисков.— В кн.: «Труды 3-й сессии Палеонтологического общества». М., Госгеолтехиздат, 1959, с. 136—138.
- Самойлова Р. Б. Первая находка трохилисков подрода *Karpinskya* Groft в девонских отложениях Русской платформы.— Докл. АН СССР, 1961, 139, № 1, с. 206—207.
- Степанов В. В. Ископаемые харовые водоросли (Characeae) из сарматского моря.— Записки Одесск. об-ва естествоиспыт., 1928, 45, вып. 1, с. 347—360.
- Степанов В. В. Споробруньки викопних харових водоростей неогенових відкладах Української частини Причорномор'я.— Праці Одесск. ун-ту, 1948, 2, вып. 2 (54), с. 25—34.
- Твенхофел В. Х. Учение об образовании осадков. Пер. с англ. М.—Л., ОНТИ, 1936, с. 281.
- Шайкин И. М. Знахідка харових водоростей верхньому карбоні окраїн Донбасу.— Допов. АН УРСР, 1956, № 3, с. 287—289.
- Шайкин И. М. О харовых водорослях в триасе Русской платформы.— Труды Всес. научно-исслед. геол.-развед. нефт. ин-та, 1960, вып. 29, с. 31.
- Abbott L. The ossiferous fissures in the valley of the Shod, Kent.— Quart. J., Geol. Soc. London, 1894, 50, p. 182.
- Allen R. N. Photomicrography.— Complete photographer, 1942, 8, № 44, p. 2837—2852.
- Andersson J. G. Studier öfver formflosser i södra Skane.— Bihang K. Svensk. Vet. Akad. Handl., 1889, 15, № 3, S. 36.
- Andersson J. G. Essays on the cenozoic of North China.— Mem. Geol. Survey China, ser. A, 1923, 3, p. 33.
- Andraee A. Notiz über das Tertiär im Elsass.— N. Jb. Min., Geol. u. Paleontol., 1882, 2, H. 3, S. 287—294.
- Andraee A. Ein Beitrag zur Kenntniss des elsässer Tertiärs.— Abhandl. Geol. Spezialkarte von Elsass-Loth., 1886, 2, H. 3, S. 145, 162.
- Antonelli G. Contributo alle flora fossile del suolo di Roma. Bull. Soc. geol. Ital., 1888, 7, p. 313.
- Archiac. Description géologique du département de l'Aisne.— Mém. Soc. géol. France, 1842, 5, p. 219.

- Arens K. Physiologisch polarisierter Massenaustausch und Photosynthese bei submersen Wasserpflanzen. 2. Die $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$ Assimilation.— Jb. Wiss. Botan., 1936, **83**, S. 543—560.
- Arens K. Physiologische Multipolarität der Zelle von *Nitella* während der Photosynthese.— Protoplasma, 1939, **33**, S. 295—300.
- Arens K. Contribuição Piara o conhecimento das incrustações calcáreas de *Nitella*.— Bol. Mus. Nacion. Rio de Janeiro ser. 2, Botan., 1946, **6**, p. 1—16.
- Bar C., Magné J. Découverte de niveaux à Charophytes dans le crétacé inférieur du Dj. Meimel (Constantine, Algérie).— Bull. Soc. géol. France, 1955, **N° 5/6**, p. 249—256.
- Beguïn-Billecocq L. Note sur travertine à graines de *Chara*. Vallée Long-Moret-sur-Loing.— Bull. mensuel Assoc. natur., 1937, **N° 6**, p. 52—53.
- Bell W. A. A new genus of Characeae etc.— Trans. Roy. Soc. Canada, ser. 3, 1922, **16**, sect. 4, p. 160.
- Bell W. A. Upper Cretaceous and Paleocene floras of Western Alberta.— Bull. Geol. Survey Canada, 1949, **13**, p. 1—231.
- Bellen R. C. van. On the presence of *Atopochara* Peck in the Lower Cretaceous of the Iebel Ansarych, Syria.— Micropaleontologist, 1948, **2** (4), p. 16.
- Berry E. W. Tertiary fossil plants from Haiti.— Proc. U. S. Natur. Mus., 1922, **62**, **N° 14**, p. 3.
- Berry E. W. Pleistocene remains found near Lake Tacarigua, Venesuela.— J. Washington Acad. Sci., 1934, **24**, **N° 4**, p. 184—186.
- Bertsch K. Paläobotanische Monographie des Federscerieds.— Bibl. Botan., 1931, **H. 103**, S. 84.
- Bigot de Morogues P. M. S. Notes sur les gyrogonites trouvés dans le département de la Sarthe.— Bull. Acad. Sci. phys., med., agr. Orléans, 1810, **2**, p. 86—89.
- Bischoff G. W. Die kryptogamischen Gewächse. Br. 1. Nürnberg, 1828 y. 22—23.
- Bosquet J. Recherches paléontologiques sur le terrain tertiaire du Limburg Neerlandais. Amsterdam, 1859, p. 26.
- Brad P. Sur les coquilles fossiles du genre *Lymnée* qui se trouvent aux environs de Paris etc.— Ann. Mus. hist. natur., 1809, **14**, p. 438.
- Brockmann-Jerosch M. Die fossilen Pflanzenreste etc.— Jb. St. Gall. Natur. Ges., 1908—1909, 1910, S. 180.
- Brongniart Ad. T. Sur la classification et la distribution des végétaux fossiles etc.— Mém. Mus. hist. natur., 1822, **8**, p. 320—322.
- Brongniart Ad. T. Prodrome d'une histoire de végétaux fossiles. Paris, 1828, p. 71.
- Brongniart Al. Sur les terrains qui paraissent avoir été formés sous l'eau douce.— Ann. Mus. hist. natur., 1810, **15**, p. 357—405.
- Brown R. W. Cretaceous rishegg capsule from Kansas.— J. Paleontol., 1850, **24**, **N° 5**, p. 594—600.
- Brückner W., Pia J. Characeenreste im unteren Teil der Zementsteinschichten (Oberer Malm) der Giessrock-Decke am Klausenpass (Kanton Uri).— Eclog. geol. Helv., 1935, **28**, S. 115—121.
- Capellini G. Considerazioni generali sul terrono a ligniti della bassa Val di Magra.— Mem. Acad. Sci. Torino, ser. 2, 1861, **19**, p. 367—398.
- Carozzi A. La microflore du Purbeckien du Jura.— C. R. Soc. phys., hist. natur. Genève, 1947, **64**, p. 13—15.
- Carozzi A. Etude stratigraphique et micrographique du Purbeckien du Jura Suisse. Thèse. Genève, 1948, 171 p.
- Cayeux L. Introduction à l'étude pétrographique des roches sédimentaires. Paris, 1916, p. 346—351.
- Choquette G. B. A new Devonian charophyte.— J. Paleontol., 1956, **30**, **N° 6**, p. 1371—1374.
- Choubert B. 1. Découverte d'alques dévoniennes dans le Kundelungu supérieur du Katanga.— Bull. Soc. belge géol., 1932, **41**, fasc. 3, p. 266—267.
- Choubert B. 2. Nouvelles recherches sur les algues du niveau du «calcaire rose» etc.— Bull. Soc. belge géol., 1932, **42**, fasc. 1, p. 63—70.
- Cockerell T. D. The fossil flora of Florissant, Colorado.— Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 1908, **24**, p. 75.
- Collet L. W., Carozzi A. Sur la découverte de débris de Characées dans les brèches du Malm, etc.— C. R. Soc. phys., hist. natur. Genève, 1947, **64**, **N° 1**.
- Corillon R. L'association à *Chara* sp. pl. et *Tolypella glomerata* Leonh. des eaux alcalino-saumâtres de la baie d'Audierne.— C. R. Acad. Sci. Paris, 1950, **230**, p. 123—124.
- Corillon R. Sur la répartition géographique armoricaine des Charophytes.— Dans: «76 Congrès national de la Société des savants». Paris, 1951, p. 207—215.
- Corillon R. *Chara galioides* de Cand., ses localités françaises et leur répartition géographique.— Bull. Soc. botan. France, 1952, **99**.
- Corillon R. *Lamprothamnium papulosum* Groves.— Bull. Soc. Sci. Bretagne, 1953, **28**, p. 33—41.
- Cornet J. Le quaternaire sableux de la vallée de la Haine.— Bull. Soc. belge géol., 1898, **12**, p. 241—267.

- Costa O. G. Sulla *Gyrogona medicaginula* di Lamarck.—Rendic. Reale Acad. Sci., 1855, 4, p. 135—139.
- Couffon O. Le Bartonien supérieur (marinesien) en Anjou.—Bull. Soc. Sci. Angers, 1908, p. 40.
- Couffon O. Les grès à *Sabalites* Andegav en Anjou.—Bull. Soc. Sci. Angers, 1909, p. 15.
- Crié L. Recherches sur la végétation de l'ouest de la France à l'époque tertiaire.—Ann. Sci. géol., 1877, 9, № 4, p. 21.
- Crié L. Contribution à l'étude des palmiers miocènes de la Bretagne.—C. R. Acad. Sci. Paris, 1886, 102, p. 563.
- Croft W. N. A new *Trochiliscus* (Charophyta) from the Downtonian of Podolia.—Bull. Brit. Mus. Natur. Hist., Geol., 1952, 1, № 7, p. 189—220.
- Cummings R. H. Preparation of microfossils for photography.—Micropaleontology, 1956, 2, № 4, p. 402.
- Cuvier G. L., Brongniart Al. 1. Description géologique des environs de Paris. Paris, 1822, p. 367.
- Cuvier G. L., Brongniart Al. 2. Recherches sur les ossements fossiles, vol. 2. Cd. 2, Paris, 1822.
- Cuvillier J. Correlations stratigraphiques par microfaciés en Aquitaine Occidentale. Leiden, 1951, 21 p.
- Davis C. A. A contribution to the natural history of marl.—J. Geol., 1900, 8, p. 485—497.
- Dawson J. W. *Saccamina*? (*Calcisphaera*) *Eriana*.—Canad. Naturalist, (n. s.), 1883, 10, p. 5.
- Dawson J. W. *Saccamina Eriana*.—Amer. J. Sci., sect. 3, 1889, 37, p. 318.
- Depape G. Végétaux fossiles des argiles à poissons etc.—Bull. Soc. géol., min. Bretagne, 1924, 5, № 1, p. 32—49.
- Depape G., Bataller J. R. Note sur quelques plantes fossiles de la Catalogne.—Bull. Inst. Catal. hist. natur., Barcelona, 31, № 7, p. 4, 14.
- Desmarest A. G. Mémoire sur la Gyrogonite.—Nouv. Bull. Soc. Phil., Paris, 1810, 2, p. 275—277; Idem: J. Mines, 1812, 32, p. 341—360.
- Dokturowsky W. Die interglaziale Flora in Russland.—Geol. Fören. Förh., 1929, 51, H. 3, S. 389—409.
- Dollfus G. F. Contributions à la faune des marnes blanches supérieures au gypse.—Bull. Soc. géol. France, sér. 3, 1877, 5, p. 314—317.
- Dollfus G. F. Recherches sur la limite sud-ouest du Calcaire Grossier dans le Bassin de Paris.—Bull. Soc. géol. France, sér. 3, 1897, 25, p. 597—637.
- Dollfus G. F. Les marnes de Chenay près Reims.—Bull. Soc. géol. France, sér. 3, 1912, 12, p. 824.
- Dollfus G. F. Étude paléontologique des marnes Oligocènes de Thevallés près Laval (Mayenne).—Bull. Soc. géol., min. Bretagne, 1921, 2, № 1, p. 88—89.
- Dollfus G. F., Fritel P. H. Note sommaire sur les Chara fossiles du Tertiaire parisien.—C. R. Soc. géol. France, sér. 4, 1919, 18, № 1, p. 28—30.
- Dollfus G. F., Fritel P. H. Catalogue raisonné des Characées fossiles du Bassin de Paris.—Bull. Soc. géol. France, sér. 4, 1920, 19, № 7—9, p. 243—261.
- Dollfus G. F., Vasseur G. Coupe géologique chemin de fer de Mén-sur-Oise.—Bull. Soc. géol. France, sér. 3, 1878, 6, p. 268.
- Donze P. Nouvelles espèces de Charophytes dans les niveaux de la limite Jurassico-Crétacée du Jura des Alpes Maritimes de la Provence.—Bull. Soc. géol. France, sér. 6, 1955, 5, № 5—6, p. 287—290.
- Edwards W. M. Lower Eocene plants from Istria.—Ann. Mag. Natur. Hist., ser. 10, 1932, 10, p. 213—216.
- Ellison S. P., Wynn W. T. Devonian microfossils, Andrews County, Texas.—Amer. J. Sci., 1950, 248, p. 794—799.
- Emberger J., Magné J. Observations sur les niveaux à Charophytes d'Aptien des monts des Oulad-Nail (Atlas Saharien, Algérie).—Bull. Soc. géol. France, sér. 6, 1956, № 7—9, p. 1029—1039.
- Engel T. Geognostischer Wegweiser durch Württemberg. Stuttgart, 1908, S. 561 u. 567.
- Engelhardt H. Über die Cyprisschiefer Nordböhmens und ihre pflanzlichen Einschlüsse.—Sitzb. Natur. Gesellsch. «Isis». Dresden, 1880, S. 131—152.
- Engelhardt H. Über die Flora des «Jesuitengrabens» bei Kündratitz im Leitmeritzer Mittelgebirge.—Abhandl. Natur. Gesellsch. «Isis». Dresden, 1882, S. 14.
- Engelhardt H. Die Tertiärfloora des «Jesuitengrabens» bei Kündratitz in Nordböhmen.—Akad. Caes. natur. Cur. Nova Acta, 1885, 48, № 3, C. 311.
- Etheridge R. Notes on the Mollusca collected by C. Barrington Brown etc.—Quart. J. Geol. Soc. London, 1879, 35, p. 82.
- Ettingshausen C. Die fossile Flora des Tertiär-Beckens von Bilin. 1.—Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-Natur. Kl., 1867, 26, S. 79—174.
- Ettingshausen C. Die fossile Flora von Sagor in Krajin. 2.—Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-Natur. Kl., 1872, 32, S. 159—202.
- Ettingshausen C. Die fossile Flora von Sagor in Krain. 3.—Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-Natur. Kl., 1885, 50, S. 1—56.

- Fahrion H., Straub E. W. Die Mikrofossilien der Molasse aus der Bohrung Scher-
stetten. 1.—Geol. Bavar., 1955, 24, S. 40—43.
- Feldmann G. Deux nouvelles espèces de *Chara* de l'Afrique du Nord.—Bull. Soc. hist.
natur. Afrique Nord, 1945, 36, № 8.
- Fenillée Grambast L. Présence d'*Atopochara multivolvis* Peck dans le Géo-
manien d'Oña (province de Burgos, Espagne). C. R. Soc. géol. France, 1961, № 7,
p. 202—204.
- Fliche P. Étude paléontologique sur les tufs quaternaires de Resson.—Bull. Soc. géol.
France, sér. 3, 1883, 12, p. 6—31.
- Fliche P. Note sur les flores tertiaires des environs de Mulhouse.—Bull. Soc. industr.,
1886, 56, p. 353—362.
- Forbes E. On the fluvio-marine Tertiaries of the Isle of Wight.—Quart. J. Geol. Soc.
London, 1853, 9, p. 259—269.
- Forbes E. On the Tertiary fluvio-marine formation of the Isle of Wight.—Mem. Geol.
Survey Great Britain, 1856, p. 159—161.
- Förster B. Die Versteinerungen aus den Tiefbohrungen und Kali im Oligozän des Ober-
elsass.—Mitt. geol. Landesanst. Elsass-Lotar., 1913, 8, S. 1—49.
- Fournier G. New methods and techniques in the photography of microfossiles.—Micro-
paleontology, 1956, 2, № 1, p. 37—49.
- Freund H. Handbuch der Mikroskopie in der Technik. Bd. I. Frankfurt am Main, 1957,
681 S.
- Fritel P. H. Histoire naturelle de la France. Paris, 1903, p. 118, 167.
- Fritel P. H. 1. Contribution à l'étude des flores éocènes du Bassin de Paris.—C. R. Cong-
rés national de la Société des savants. Paris, 1909, p. 315—327.
- Fritel P. H. 2. Étude sur les végétaux fossiles de l'étage Sparnacien du Bassin de Pa-
ris.—Mém. Soc. géol. France, 1909, 16, № 4, p. 1—37.
- Fritsch F. E. The structure and reproduction of the algae. I. Cambridge, 1935, 791 p.
- Fritsch F. E. Algae and calcareous rocks.—Adv. Sci., London, 1950, 7, № 25, p. 57—62.
- Fritsch K. Das Pliocän im Thalgebiete der zahmen Gera in Thüringen.—Jb. K. Preuss.
geol. Landesanst., 1885, S. 389—437.
- Fritz M. A. Devonian fossil zones in wells from Southeast Ontario.—Bull. Geol. Soc.
Amer., 1939, 50, p. 79—88.
- Fritzsche C. H. Neue Kreidfaunen aus Südamerika (Chile, Bolivia, Peru, Columbia).—
N. Jb. Min., Geol. u. Paleontol., 1924, BB. 50, S. 28.
- Froment P. Découverte d'oogones de *Chara* dans une tourbe flamandienne du nord de la
France.—Dans: «Rapports communs du 8-me Congrès internat. botanique», Sec. 2,
Paris, 1954, № 4—6, p. 237—238.
- Furon R., Soyier R. Catalogue des fossiles tertiaires du Bassin de Paris.—Guides techn.
du naturaliste, 1947, 6, p. 1—240.
- Ganss O., Hiltebrand H. Zum Problem des Karpathenflysches (Bukowiec).—Zs.
Dtsch. geol. Gesellsch., 1950, 102, Th. 2, S. 272—286.
- Gaudin Ch. 1. Flore fossile des environs de Lausanne. Pt. 2.—Bull. Soc. Vaud. sci. natur.
Lausanne, 1856, 4, p. 422—436.
- Gaudin Ch. 2. Sur une nouvelle espèce de *Chara* fossile et sur la structure de ces
fruits pétrifiés.—Bull. Soc. Vaud. sci. natur. Lausanne, 1856, 4, p. 28—30.
- Girardot A. Le Purbeckien de Pont de Chaux et du voisinage.—Bull. Soc. géol. Fran-
ce, sér. 3, 1885, 13, p. 767 et 770.
- Grabau A. W. Principles of stratigraphy. New York, 1932, p. 471.
- Grambast L. 1. Le genre *Gyrogonia* Lm. (Characeae).—C. R. Soc. géol. France, 1956,
№ 14, p. 278—280.
- Grambast L. 2. La plaque basale des Characeae.—C. R. Acad. Sci. Paris, 1956, 242,
p. 2585—2587.
- Grambast L. 3. Sur la déhiscence de l'oospore chez *Chara vulgaris* L. et la systéma-
tique de certaines Characeae fossiles.—Rev. gén. botan., 1956, 63, p. 1—6.
- Grambast L. 4. Sur le genre *Tectochara*.—C. R. Soc. géol. France, 1956, № 8,
p. 113—114.
- Grambast L. Ornementation de la gyrogonite et systématique chez les Charophytes
fossiles.—Rev. gén. botan., 1957, 64, p. 339—360.
- Grambast L. 1. Extension chronologique des genres chez les Charoideae. Paris, 1959,
p. 3—12.
- Grambast L. 2. Tendances évolutives dans le phylum des Charophytes.—C. R. Acad.
Sci. Paris, 1959, 249, p. 557—559.
- Grambast L. Description et signification stratigraphique de deux charophytes d'ori-
gine saharienne.—Rev. micropaléontol., 1960, 2, № 4, p. 192—198.
- Grambast L. Remarques sur la systématique et la répartition stratigraphique des Cha-
raceae pré-tertiaires.—C. R. Soc. géol. France, 1961, № 7, p. 200—202.
- Grambast L. et N. Revision de quelques Charophytes tertiaires du Bassin de Paris.—
C. R. Soc. géol. France, 1953, № 13—14, p. 289—291.
- Grambast L. et N. Sur deux espèces de Charophytes de Bartonien du Bassin de Pa-
ris.—C. R. Soc. géol. France, 1954, № 3, p. 95—97.

- Grambast L. et N. Sur la position systématique de quelques Charophytes tertiaires.— Rev. gén. botan., 1954, **61**, p. 665—671.
- Grambast L. et N. Les Raskyelloideae sous-famille fossile des Characeae.— C. R. Acad. Sci. Paris, 1955, **240**, p. 999—1001.
- Grambast L., Lavocat R. Sur la présence dans le région du Dra (Sahara nord-occidental) de couches éocènes datées par les Charophytes.— C. R. Soc. géol. France, 1959, N° 6, p. 153.
- Graves L. Essai sur la topographie géognostique du département de l'Oise, Beauvais. Paris, 1847, p. 707—708.
- Grill R. New reports of micropaleontology of Austria.— Micropaleontologist, 1955, **1**, N° 2, p. 194—195.
- Groves J. A curious fossil Charophyte fruit.— Geol. Mag., 1920, **57**, p. 126—127.
- Groves J. 1. *Clavator* Reid and Groves.— J. Botan., 1924, **62**, p. 116—117.
- Groves J. 2. A sketch of the geological history of the Charophyta.— In: J. Groves, G. Bullock-Webster. The British Charophyta, vol. 2. London, 1924, p. 72—90.
- Groves J. Fossil Charophyta-fruits from Texas.— Amer. J. Sci., ser. 5, 1925, **10**, p. 12—14.
- Groves J. Charophyta.— In: C. Reid a. Chandler. Bembridge Flora.— Brit. Mus. Catal. Cainoz. plants, 1926, **1**, p. 165—173.
- Groves J. Charophyta.— Fossilium Catalogus. II. Plantae. Pt 19, S. 74. Berlin, 1933.
- Gupta K. M. Notes on some Jurassic plants from the Rajmahal Hills, Bihar, India.— The Paleobotanist, 1954, **3**, p. 18—25.
- Hacquaert A. L. 1. A propos des fossiles découverts dans les roches du système du Kundelungu au Katanga (Congo Belge).— Bull. Acad. Belg., Cl. Sci., 1932, **18**, p. 256—268.
- Hacquaert A. L. 2. Notes sur les genres *Sycidium* et *Trochiliscus*.— Bull. Mus. hist. natur. Belg., 1932, **8**, N° 30, p. 1—20.
- Hannibal H. Jura-Cretaceous Stonewort and Limneas supposedly from Arkansas.— Science, 1918, **48**, p. 578.
- Hantken M. Über die mikroskopische Zusammensetzung Kalk- und Hornsteine.— Verhandl. Geol. Reichsanst. Wien, 1885, N° 3, p. 243.
- Harris C. F., Burrows H. W. The Eocene and Oligocene beds of the Paris basin. London, 1891, p. 33 a. 63.
- Harris T. M. British Purbeck Charophyta. London, 1939, 83 p.
- Chartmann F. Die fossile Flora von Ingramsdorf.— Inaug. Diss. Breslau, 1907, S. 11—20.
- Hartz N. Bidrag til Danmarks sen-glaciale Flora og Fauna.— Danm. Geol. Unders., 1902, **11**, p. 64.
- Hébert E. Note sur le terrain tertiaire moyen du nord de l'Europe.— Bull. Soc. géol. France, sér. 2, 1855, **12**, N° 2, p. 764.
- Heer O. Discussion sur l'identité du *Chara Meriani* et helictères.— Bull. Soc. Vaud. sci. natur., 1854, **3**, p. 278—281.
- Heer O. Flora Tertiaria Helvetiae. Bd. I. Winterthur, 1855, S. 24—25; Bd. 3, 1859, S. 149—150.
- Heer O. Recherches sur le climat et végétation du pays tertiaire. Winterthur, 1861, 220 p.
- Heer O. On certain fossil plants from the Hempstead Beds of the Isle of Wight.— Quart. J. Geol. Soc. London, 1862, **18**, p. 375.
- Heer O. Flora fossilis Helvetiae. Vol. 3. Ed. 2, Zurich, 1877, p. 124.
- Heer O. Die Umwelt der Schweiz. Zürich. 1865, 303 S; 2te Aufl., Zürich, 1883, S. 176, 275, 287, 325.
- Heim A. Die Entstehung des Asphaltes im Dept. du Gard.— Eclog. Geol. Helv., 1923, **17**, S. 476.
- Helal A. H., Jux U. Zum Vorkommen von Charophyten in dem unteren Bakhtiari-Schichten des Gebel Hamrin im Irak.— N. Jb. Min., Geol., Paläontol., Monatsh., 1959, N° 12, p. 550—555.
- Hinde G. J. The glacial and interglacial strata of Scarborough Heights etc.— Canad. J., 1878, **15**, p. 399.
- Hislop S. On the Tertiary deposits associated with trap-rock in the East Indies.— Quart. J. Geol. Soc. London, 1860, **16**, p. 165.
- Hofmann E. Paläohistologie der Pflanze. Pt I—XII. Wien, 1934, S. 1—308.
- Holst N. O. De sen-glaciala lagren vid Toppeladugård.— Geol. För. Förh., 1906, **28**, p. 55—89.
- Holst N. O. Efterskörd från de sen-glaciala lagren vid Toppeladugård.— Sver. Geol. Unders., ser. C, 1908, N° 210, S. 17.
- Horn af Rantzien H. On the fossil Charophyta of Latin America.— Svensk. Botan. Tidskr., 1951, **45**, N° 4, S. 658—677.
- Horn af Rantzien H. 1. 1. Charophyta from Middle Trias of the boring Höllviken. II.— Sver. Geol. Unders., 1953, **47**, N° 4, ser. C, N° 533, S. 1—16.
- Horn af Rantzien H. 2. Staining and plastic embedding of small mineralized plant fossils.— Nature, 1953, **171**, N° 4351, p. 516.
- Horn af Rantzien H. 1. Middle Triassic Charophyta of South Sweden.— Opera Botan., 1954, **1**, N° 2, p. 5—81.
- Horn af Rantzien H. 2. Revisions of some Pliocene Charophyte gyrogonites.— Botan. Not., 1954, H. 1, p. 1—33.

- Horn af Rantzien H. 1. An annotated check-list of genera of fossil Charophyta.—*Micropaleontology*, 1956, 2(3), p. 243—256.
- Horn af Rantzien H. 2. Morphological terminology relating to female charophyte gametangia and fructifications.—*Botan. Not.*, 1956, 109 (2), p. 212—259.
- Horn af Rantzien H. Nitellaceous charophyte gyrogonites in the Rajamahal series (Upper Gondwana) of India etc.—*Stockh. contrib. geol.*, 1957, 1, H. 1, p. 1—29.
- Horn af Rantzien H. 1. Comparative studies of some modern, Cenozoic and Mesozoic charophyte fructifications.—*Stockh. contrib. geol.*, 1959, 5, N 1, p. 1—16.
- Horn af Rantzien H. 2. Morphological typus and organ-genera of Tertiary charophyte fructifications.—*Stockh. contrib. geol.*, 1959, 4, № 1, p. 1—197.
- Horn af Rantzien H. 3. Recent charophyte fructifications and their relations to fossil charophyte gyrogonites.—*K. Svens. vet. Akad., Archiv. Botan.*, ser. 2, 1959, 4(7), p. 165—332.
- Horn af Rantzien H., Olsen S. A. A suggested staining-point for the nomenclature of Charophyta.—*Subotan. Tidskr.*, 1959, 43, p. 98—106.
- Johnson J. H., Konishi K. Studies of mississippian algae. Pt. 1—2.—*Colorado School. Mines Quart.*, 1956, 51, № 4, p. 1—107.
- Johnson W. I. Charophyta bearing chert from New England stream beds.—*Micropaleontology*, 1957, 3, № 3, p. 293—294.
- Jones T. R. Gyrogonites etc. in the London clay.—*Geol. Mag.*, ser. 2, 1874, 1, № 4, p. 479.
- Joukowski E., Favre J. Monographie géologique et paléontologique du Salève.—*Mém. Soc. phys., hist. natur.*, 1913, 37, p. 295—523.
- Kaiser N. Die Diam entenwüste Sud-West Afrika. Berlin, 1926, S. 144.
- Keeping H., Tamney E. B. On the beds at Headon Hill and Golwell Bay in the Isle of Wight.—*Quart. J. Geol. Soc. London*, 1881, 37, p. 96—98.
- Keferstein C. Über fossile Characeen.—*Jb. Natur. Gesellsch. Halle*, 1824, p. 13.
- Keilhack K. Fossilee Characeen von Klinge.—*Zs. Dtsch. geol. Gesellsch.*, 1893, 45, S. 503.
- Kerner F. Neogenpflanzen von Nordrande des Sinjsko Polja in Mitteldalmatien.—*Jb. Geol. Reichsanst. Wien*, 1905, 55, S. 60.
- Kerner F. Alt- und jungtertiäre Pflanzenreste aus dem obersten Cetinatal.—*Verhandl. Geol. Reichsanst. Wien*, 1916, № 2, S. 185.
- Kidston R., Lang W. H. On Old Red sandstone plants etc.—*Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, 1921, 52, № 4, p. 876.
- Knowlton F. H. Description of a new fossil species of the genus *Chara*.—*Botan. gaz.*, 1888, 13, p. 156—157.
- Knowlton F. H. Description of a problematic organism from the Devonian of the falls of the Ohio.—*Amer. J. Sci.*, 1889, 37, p. 202—209.
- Knowlton F. H. Description of a new fossil species of *Chara*.—*Botan. gaz.*, 1893, 18, p. 141—142; Idem: *Torreya Botan. Club*, 1902, 2, p. 71—72.
- Knowlton F. H. A catalogue of the Mesozoic and Cenozoic plants of North America. Washington, 1919, p. 164.
- Kräusel R., Strömer E. Die fossilen Floren Aegyptiens.—*Abhandl. Bayer. Akad. Wiss., math-nat. Kl.*, 1924, 30, № 2, S. 29.
- Kräusel R., Weyland H. Flora des böhmischen Mitteldevons.—*Paleontogr.*, 1933, 76, pt. B, S. 1—46.
- Lamarck J. B. Suite des mémoires sur les fossiles des environs de Paris.—*Ann. Mus. hist. natur.*, 1804, 5, p. 349—357.
- Lamarck J. B. Explication des planches relatives aux coquilles fossiles des environs de Paris.—*Idem*, 1807, 9, p. 236—240.
- Lamarck J. B. Histoire naturelle des animaux sans vertebres, vol. 7. Paris, 1822, p. 614.
- Lamotte R. S. Catalogue of the Cenozoic plants of North America through 1950.—*Mem. Geol. Soc. Amer.*, 1952, 51, p. 1—381.
- Lange F. W. News Reports. Brazil.—*Micropaleontologist*, 1954, 8, № 2, p. 11—13.
- Langius G. J. Historia Lapidum figuratum Helvetiae. 1708, p. 53.
- Laurent L. Contribution à l'étude de la végétation de sud-est de la France.—*Ann. Fac. Sci. Marseille*, 1902, 12, p. 166.
- Leclercq S., Discry M. De l'utilisation du plastique en paléontologie végétale.—*Ann. Soc. géol. Belg.*, 1950, 73, № 3—7, p. 151—158.
- Leman S. Note sur la Girogonite.—*Nouv. Bull. Soc. sci. philom.*, 1812, p. 208—210.
- Leonhardi H. Über die böhmischen Characeen.—*Lotos*, 1863, 13, S. 55—80, 124—132.
- Leriche M. Les fossiles du calcaire lacustre observé récemment sur le Plateau du Kundelungu (Katanga).—*Rev. Zool. Afr.*, 1925, 13, № 2, p. 155.
- Leriche M. Les fossiles des «grès polymorphes» au confins Congo et Angola.—*Ann. Soc. géol. Belg.*, 1926—1927. Annexe, tome 1928, 50, fasc. 2, p. 49.
- Lesquereux L. Contributions to the fossil flora of the western territories, vol. 3.—*U. S. Geol. a Geogr. Survey Terr.*, Rep. 8. Washington, 1883, p. 135.
- Liebus A. Ergebnisse einer mikroskopischen Untersuchung der organischen Einschlüsse der oberbayerischen Molasse.—*Jb. Geol. Reichsanst. Wien*, 1902, 52, S. 92.
- Linneus C. *Species plantarum*. Stockholm, 1753, 560 p.
- Linneus C. *Genera plantarum*. Stockholm, 1754, 500 p.

- Loranger D. M. Useful Blaimore microfossil zone in Central and South Alberta, Canada.—Bull. Amer. Assoc. Petrol., Geol., 1951, 35, № 11, p. 2348—2367.
- Lörenthey E. A kolozsvári czentelep.—Foldt. Közl., 1895, 25, p. 115.
- Loriol P., Jaccard A. Étude géologique et paléontologique de la formation d'eau douce Infra-Crétacée du Jura.—Mém. Soc. phys., hist. natur. Genève, 1865, 18, p. 108.
- Lowry J. W. Chart of characteristic british tertiary fossils. London, 1866.
- Lu Y. H. The Charophyta from Kucha formation.—Bull. Geol. Soc. China, 1944, 24, № 1—2, p. 33—36; Idem: 1945, 25, № 1—4, p. 273—277.
- Lu Y. H. On the occurrence of *Sygidium*, a Palaeozoic Charophyta in the Lunghuashan formation of P'oshi, Eastern Yunnan.—Nat. Peking Univ., 50 Anniv., Papers (geol.), 1948, p. 69—76.
- Lye11 C. On a recent formation of freshwater limestone in Foriarsshire etc.—Trans. Geol. Soc. London, 1826, 2, pt. 1, p. 73—96.
- Lyell C. Principles of geology. London, 1832, p. 273.
- Lyell C. Elements of geology. London, 1865, p. 32, 229.
- Mädler K. Charophyten aus dem nordwestdeutschen Kimmeridge.—Geol. Jb., 1952, 67, p. 1—46.
- Mädler K. 1. Fossil Charophytes als Zeitmarken.—Erdöl. Kohle, 1953, 6, № 2, p. 63—65.
- Mädler K. 2. Ein neues System der fossilen Charophyten.—Flora, 1953, 140, H. 3, S. 474—484.
- Mädler K. 1. Die taxionomischen Prinzipien bei der Beurteilung fossiler Charophyten.—Paläontol. Zs., 1955, 29, S. 103—108.
- Mädler K. 2. Zur Taxionomie der tertiären Charophyten.—Geol. Jb., 1955, 70, S. 265—328.
- Mädler K. Fossil charophytes, their evolution, taxonomy and stratigraphy.—J. Paleontol. Soc. India, 1957, 2, p. 42—47.
- Mägdefrau K. Paläobiologie der Pflanzen, Bd. 2. Jena, 1953, 321 S.
- Magniez G., Rat P., Tintant H. Découverte d'oogones de charophytes dans le Bathonien marin près de Dijon.—C. R. Acad. Sci. Paris, 1960, 250, № 9, p. 1692—1694.
- Maillard G. Invertébrés du Purbeckien du Jura.—Mém. Soc. paleontol. Suisse, 1884, 11, p. 17.
- Majzon D., Teleki G. A varosligeti II számú mélyfúrás Szent Istvan-forrás.—Hidrol. Közlöny, Budapesti kötet, 1940, 20, p. 33—67.
- Malcolmson J. G. On the fossils of the eastern portion of the Great Basaltic district of India.—Trans. Geol. Soc. London, ser. 2, 1840, 5, p. 551.
- Mantell G. A. Geological excursions round the Isle of Wight etc. London, 1854, p. 76—78.
- Marty P. Études sur les végétaux fossiles du Trieu de Laval.—Mém. Mus. hist. natur. Belge, 1907, 5, 1, p. 12.
- Massalongo A. Sopra, le piante fossili dei terreni terziari del Vicentino osservazioni. Padova, 1951, 263 p.
- Matthes H. W. Einführung in die Mikropaläontologie. Leipzig, 1956, S. 201—205.
- Meeke F. Descriptions of invertebrate fossils of the Silurian and Devonian systems.—Rep. Geol. Survey. Ohio, 1873, 1, № 2, p. 1—243.
- Meschinelli A., Squinaboli X. Flora Tertiaria italica. Padova, 1892, p. 83—84.
- Mieg M., Bleicher G., Fliche P. Contribution à l'étude du terrain tertiaire d'Alsace etc.—Bull. Soc. géol. France, sér. 3, 1890, 18, p. 409, 413; Idem, sér. 3, 1892, 20, p. 186.
- Migula W. Die Characeen.—In: L. Rabenhorst. Kryptogamen Flora, Bd. 5. Leipzig, 1897, S. 76—77.
- Miller S. A. North American geology and palaeontology. Ohio, 1889, p. 155—156.
- Mittre V. Charophyte remains of the Jurassic of Rajmahl Hills, Behar.—Curr. Sci., 1952, 21, № 5, p. 41.
- Montfort P. D. Conchylogie systématique, vol. 1. Paris, 1808, p. 182.
- Moore C. On abnormal conditions of secondary deposits etc.—Quart. J. Geol. Soc. London, 1867, 23, p. 538.
- Morlot C. A. V., Heer O. Discussion sur l'identité des *Chara Meriani* et *Ch. helictes*.—Bull. Soc. Vaud. sci. natur. 1853—1854, 3, p. 278—281.
- Nathorst A. C. On Spirangium and its occurrence in the rhaeto-liassic of Scania, South Sweden.—Öfvers. K. Vet. Akad. Förh., 1879, (3), p. 81—93; Idem: Sver. geol. Undersök., ser. C, 1879, № 36, p. 8.
- Nathorst A. C. Über den gegenwärtigen Standpunkt unserer Kenntnis von dem Vorkommen fossiler Glacial-Pflanzen.—Bilhag K. Svets. Vet. Akad. Handl., 1891, 17, t. 3, № 5, S. 10—13.
- Němejc F. Paleobotanika, t. 1. Praha, 1959, p. 305—316.
- Newell N. D. Geology of the lake Titicaca region, Peru and Bolivia.—Mem. Geol. Soc. Amer., 1949, 36, p. 1—171.
- Newton R. B. On some freshwater fossils from Central South Africa.—Ann. Mag. Natur. Hist., ser. 9, 1920, 5, p. 241—249.
- Olivera Roxo M. G. Breve noticia sobre os fósseis terciários do Alto, Amazonas.—Bol. Serv. geol., min. Brazil, 1924, 11, p. 41—52.

- Ott H. L. Stratigraphic distribution of charophytes in the Morrison formation of Colorado and Utah.—Master's thesis, Univ. Missouri, 1958.
- Pander C. H. Monographie der fossilen Fische des silurischen Systems der russisch-baltischen Gouvernements, 1956, 91 S.
- Papp A. Charophytenreste aus den Jungtertiär Österreichs.—Sitzb. Österr. Akad. Wiss., natur. Kl., Abt. 1, 1951, 160, № 3—4, S. 279—293.
- Papp A., Manólessos N. Charophytenreste aus dem Jungtertiär Griechenlands.—Ann. géol. Pays Hélién., 1953, 5, p. 88—92.
- Peck R. E. 1. Late Paleozoic and Early Mesozoic Charophyta.—Amer. J. Sci., 1934, 27, p. 49—55.
- Peck R. E. 2. The North American trochilischids.—J. Paleontol., 1934, 10, № 8, p. 83—119.
- Peck R. E. Structural trends of the Trochiliscaceae.—J. Paleontol., 1936, 10, № 8, p. 764—768.
- Peck R. E. Morrison Charophyta from Wyoming.—J. Paleontol., 1937, 11, p. 83—90.
- Peck R. E. 1. Charophyta from fresh-water mesozoic formations in Wyoming.—Proc. Amer. Geol. Soc., 1937—1938, June, p. 287.
- Peck R. E. 2. Charophyta from the Rocky Mountain region.—Proc. Amer. Geol. Soc., 1937—1938, June, p. 313—314.
- Peck R. E. A new family of Charophyta from the Lower Cretaceous of Texas.—J. Paleontol., 1938, 12, № 1, p. 173—176.
- Peck R. E. Lower cretaceous Rocky Mountain nonmarine microfossils.—J. Paleontol., 1941, 15, № 3, p. 285—304.
- Peck R. E. Charophyta.—In: H. W. Shimper, R. R. Shrock. Index fossils of North America. New York—London, 1944, p. 713.
- Peck R. E. Fossil Charophyta.—Amer. Midl. Natur., 1946, 36, № 2, p. 275—278.
- Peck R. E. Fossil charophytes.—Botan. Rev., 1953, 19, № 4, p. 209—227.
- Peck R. E. 1. North American mesozoic Charophyta.—U.S. Geol. Survey, Prof. Papers, 1957, № 294-A, III, p. 1—44.
- Peck R. E. 2. Rocky Mountain mesozoic and cenozoic nonmarine microfossils.—Wyoming Geol. Assoc., Guidebook 11 Ann. field confer., 1956—1957, p. 95—98.
- Peck R. E., Reker C. C. Cretaceous and lower cenozoic Charophyta from Peru.—Amer. Mus. Novit., 1947, № 1369, p. 1—6.
- Peck R. E., Reker C. C. 1. Eocene Charophyta from North America.—J. Paleontol., 1948, 22, № 1, p. 85—90.
- Peck R. E., Reker C. C. 2. The Morrison and Cloverly formations.—Wyoming Geol. Assoc., Guidebook, 1948, p. 125—139.
- Peruzzi G. Descrizioni d'alcune filliti della lignite del Casino.—N. Giorn. Botan. Ital., 1876, 8, p. 63—77.
- Pia J. Geologisches Alter und geographische Verbreitung der wichtigsten Algengruppen.—Österr. botan. Zs., 1924, № 7—9, S. 180—181.
- Pia J. Pflanzen als Gesteinbildner. Berlin, 1926, p. 133—143.
- Pia J. ThallopHYta.—In: M. Hirmer. Handbuch der Paläobotanik. München, 1927, S. 88—93.
- Pia J. Algen als Leitfossilien. Amsterdam. 1935.—В кн.: «Вопросы палеонтологин», т. I. М., 1936, стр. 11—31.
- Pia J. Die wichtigsten Kalkalgen des Jungpaläozoikums und ihre geologische Bedeutung.—In: 2-me Congrès d'avancement des études de stratigraphie de Carbonifère, vol. 2, Heerlen, 1937, p. 765—902.
- Potonié H. Die Silur und die Culmflora des Harzes und Magdeburg.—Abhandl. Preuss. geol. Landesanst., 1901, H. 36.
- Prevost L. C. Sur une nouvelle gyrogonite ou capsule de chara fossile. etc.—Nouv. bull. Soc. sci. philom., 1826, p. 186—188.
- Principi P. Nuovo contributo allo studio delle Tallofite, Pteridofite etc.—Mem. Cart. geol. Ital., 1921, 7, № 3, p. 7.
- Probst J. Beschreibung der fossilen Pflanzenreste aus der Molasse von Heggbach etc.—Jahr. Verhandl. Vaterl., Württemberg, 1884, S. 83.
- Purves P. E., Martin R. S. Some developments in the use of plastics in Museum Technology.—Mus. J. London, 1950, 49, p. 293—296.
- Quenstedt F. A. Handbuch der Petrefaktenkunde. 2-te Aufl., Tübingen, 1867, S. 842.
- Raineri R. Alghe sifonee fossili della Libia.—Atti Soc. Ital., Sci. natur., 1922, 67, p. 72—86.
- Rao L. Recent discoveries of fossil algae in the cretaceous rocks of India.—Curr. Sci., 1938, 7.
- Rao L. Recent discoveries of fossil algae in India.—Palaeobotanist, 1952, 1, p. 386—391.
- Rao K. S., Rao S. R. N. The fossil Charophyta of the Deccan intertrappeans near Rajahmundry (India).—Mem. Geol. Survey India, 1939, 29, № 2, p. 1—14.
- Rásky K. Über die Früchte fossiler Chara-Arten aus der Tiefbohrung № 11 im Stadtwaldchen von Budapest etc.—Földt. Közlg., 1941, 71, № 7—12, S. 297—305.
- Rásky K. Fossile Charophyten-Früchte aus Ungarn.—Ungar. Naturwiss. Mus., Naturwiss. Monogr., 1945, 2, S. 1—74.

- Rasky K. Fruits fossiles de Charophyta en Dunantul (Transdanubie) — Rapp. ann Inst. géol. Hongrie, Budapest, 1952, p. 41—46.
- Rásky K. Fossil Charophyta.— In: «Resum. 20 session Congrès géol. intern., Mexico, 1956, p. 123.
- Rásky K. As. *Atopochara trivolvis* Peck rétagtani szerepe Magyarországon.— Földt. Közlöny, 1958, 88, № 4, p. 461—463.
- Reid C., Groves J. Preliminary report on the Purbeck Characeae.— Proc. Roy. Soc. London, 1916, 89, p. 252—256.
- Reid C., Groves J. The Charophyta of the Lower Headon Beds of Hordle (Hordwell) Cliffs (South Hampshire).— Quart. J. Geol. Soc. London, 1921, 77, № 3, p. 183—188.
- Roy M. News reports. North Africa.— Micropaleontologist, 1952, 6, № 2, p. 17—18.
- Robert R. Rapprochement entre les Chara fossiles et les Chara vivantes.— Les Mondes, 1871, 26, p. 340—341.
- Rogers A. W. Post-cretaceous climates of South Africa.— South Africa J. Sci., 1922, 19, p. 24.
- Rolland G. Géologie du Sahara Algérien. Paris, 1890, p. 56 et 122.
- Rolle F. Die Lignit-Ablagerung der Beckens von Schönstein in Unter Seiermark und ihre Fossilien.— Sitzb. Akad. Wiss. Wien, 1860, 41, № 3.
- Ross Ch. A. Population study of charophyte species, Morrison formation, Colorado.— J. Paleontol., 1960, 34, № 4, p. 717—726.
- Rouvillois A. Le Thanetien du Bassin de Paris.— Mém. Mus. Nation, hist. natur., nouv. sér. C. 1960, 8, p. 77—79.
- Rubenbauer J. Die Bildung von Süßwasserkalk durch Characeen.— Ber. Natur. Verhändl. Schwaben, Augsburg, 1930, 48, S. 62—63.
- Sahni B. Palaeobotany in India.— J. Indian Botan. Soc., 1943, 22, p. 171—182.
- Sahni B. Palaeobotany in India.— Proc. Nation. Acad. Sci. India, 1944, 14, № 1—2, p. 69—91.
- Sahni B., Rao N. 1. A silicified flora from the intertrappean cherts round Sausar in the Deccan.— Proc. Nation. Acad. Sci. India, 1943, 13, p. 36—75.
- Sahni B., Rao S. R. N. 2. On *Chara sausari* sp. nov. and *Chara* (sensu stricto) from the intertrappean cherts at Sausar in the Deccan.— Proc. Nation. Acad. Sci. India, 1943, 13, № 3, p. 215—223.
- Salter J. W. Note on the gyrogonites (*Chara*) in Forbes, Tertiary fluvio-marine formation of the Isle of Wight.— Mem. Geol. Survey Great Britain, 1856, p. 159—161.
- Sandberger G. Eine neue Polypengattung aus dem Eifel.— N. Jb. Min., Geol., Paläontol., 1849, S. 447—448.
- Saporta L. C. J. G. Examen des flores tertiaires de Provence.— Dans: O. Heer. Recherches sur le climat et la végétation du pays Tertiaire. Genève—Paris, 1861, p. 143, 156, 160.
- Saporta L. C. J. G. Etudes sur la végétation du sud-est de la France à l'époque tertiaire. Vol. 3.— Ann. Sci. Nation. botan., sér. 4, 1862, 17, p. 206, 207; Ibidem, vol. 5, 1863, 19, p. 9, 108.
- Saporta L. C. J. G. Prodrome d'une flore fossile des travertins anciens de Sézanne.— Mém. Soc. géol. France, sér. 2, 1868, 8, № 3, p. 308.
- Saporta L. C. J. G. Etudes sur la végétation de sud-est de la France. Revision de la flore des gypses d'Aix.— Ann. Sci. Nation. Botan., sér. 5, 1872, 15, p. 284, 337; Ibidem, Suppl. 2, 1873, 17, p. 6.
- Saporta L. C. J. G. Plantes jurassiques.— Dans: «Paléontologie française», ser. 2. Végétaux. Paris, 1873, p. 214, 216; ibidem, Paris, 1891, p. 498.
- Schenck A. Die fossile Flora der nordwestdeutschen Wealdformation.— Palaeontographia, 1871, H. 3, S. 203—276.
- Schimper W. P. Traité de paléontologie végétale. T. I. Paris, 1869, 740 p. Atlas, 1870.
- Schimper W. P., Schenk A. Palaeophytologie.— In: K. A. Zittel. «Handbuch der Palaeontologie», Bd. 2. Mündren—Leipzig, 1879, S. 1—959.
- Schlotheim E. F. Systematisches Verzeichniss der Petrefacten-Sammlung. Gotha. 1832, S. 3.
- Schuetz H. A., Adler H. A. A note on the chemical composition of *Chara* from Green Lake, Wisconsin.— Trans. Wisconsin Acad. Sci., 1929, 24, p. 141—145.
- Seward A. C. Catalogue of the mesozoic plants.— Department of biology Brit. Mus. Natur. Hist., vol. 1. London, 1894, p. 9, 13, 14; ibidem, vol. 2, London, 1904, p. 27.
- Seward A. C. Fossil plants, vol. 1. Cambridge, 1898, p. 222—228.
- Sharp S. On a remarkable incrustation in Northamptonshire.— Geol. Mag., 1868, 5, p. 563—565.
- Shillaber C. P. Photomicrography in theory and practice. New York, 1943, 773 p.
- Simpson G. G., Roe A. Quantitative zoology. New York—London. 1939. 414 p.
- Sitholey R. W. Mesozoic and tertiary floras of India, a review.— Paleobotanist, 1954, 3, p. 55—69.
- Soergel W. Das Rentier im Travertinprofil von Ehringsdorf.— Zbl. Min., Geol., Paläontol., 1939, 13, S. 457—463.
- Solms-Laubach H. Einleitung in die Paläophytologie. Leipzig, 1887, S. 37.
- Sommer. Paleontologia do Parana. 1954, p. 175—194.

- Sowerby J. C. Organic remains collected by Mr. Malcolmson, etc.—Trans. Geol. Soc. London, ser. 2, 1840, 5, p. 409.
- Squinabol S. 1. Cenae preliminare sulla flora fossile di S. Giustina.—Ann. Mus. Civ. Stor. Natur., Genova, ser. 2, 1889, 7, № 27, p. 75.
- Squinabol S. 2. Contribuzioni alla flora fossile dei terreni terziarii della Liguria, vol. 2. Genova, 1889, p. 7.
- Stache G. Über neue Characeenreste aus der oberen Abtheilung der Liburnische Stufe bei Pisino in Istrien.—Verhandl. Geol. Reichsanst. Wien, 1872, № 3, S. 316.
- Stache G. Die Liburnische Stufe.—Verhandl. geol. Reichsanst. Wien, 1880, № 12, S. 196—199.
- Stache G. Die Liburnische Stufe.—Abhandl. geol. Reichsanst. Wien, 1889, 13, № 1, S. 121—136.
- Stainforth R. M. News reports. U. S. Rocky Mountain region.—Micropaleontology, 1956, 2, № 4, p. 413—414.
- Stastny V. Étude pétrographique de l'affleurement le plus méridional du Jurassique supérieur à faciès Purbeckien.—Trav. géol. Labor. sci. Univ. Grenoble, 1930, 15, p. 55.
- Staufer C., Thiel G. The limestones and marls of Minnesota.—Bull. Minnesota Geol. Survey, 1923, № 23.
- Sternberg K. Versuch einer geognostisch-botanischen Darstellung der Flora der Vorwelt, Bd. 4, Prag, 1825, S. 30—31.
- Stoller J. 1. Beiträge zur Kenntnis der diluvialen Flora Norddeutschlands.—Jb. Preuss. geol. Landesanst., 1909, 29, S. 109.
- Stoller J. 2. Die Pflanzenreste des altdiluvialen Torflagers in Stuttgarter Anlagen.—Beil. Jb. Verhandl. Vaterl. Natur. Württemberg, 1909, S. 74.
- Stopes M. Ancient plants. London, 1910, p. 163—164.
- Stopes M. Catalogue of the mesozoic plants in the British Museum (Natur. hist.). The cretaceous flora, vol. 1. London, 1913, 285 p.
- Straub E. W. Mikropaläontologische Untersuchungen in Tertiär zwischen Ehingen und Ulm an der Donau.—Geol. Jb., 1952, 65, S. 433.
- Stur D. Die Silur-Flora der Etage H-h in Röhmen.—Sitzb. Akad. Wiss. Wien, 1881, 84, № 1, S. 362.
- Teichert C. A simple device for coating fossils with ammonium chloride.—J. Paleontol., 1948, 22, p. 102—104.
- Thomas L. A. Pennsylvanian Charophyta in Iowa.—Proc. Iowa Acad. Sci., 1949, 56, № 233, p. 1.
- Tongiorgi M. Contributo allo studio dei bacini ligniferi della Toscana. *Tectochara etrusca* n. sp. nelle ligniti mioceniche di Baccinello.—Bol. Soc. Geol. Italiana, 1956, 75, p. 1—19.
- Tongiorgi M. Studio della variabilità delle dimensioni dei girogoniti di *Chara hispida* L. etc.—Atti Soc. Tosc. Sci. Natur., ser. B, 1959, 66, p. 10—32.
- Tuzson J. Zur phyletisch-paleontologischen Entwicklungsgeschichte des Pflanzenreichs.—Engler's Botan. Jb., 1909, 43, S. 470.
- Tuzson J. Adattok Magyarorszag fossilis flórájanoz, T. 3.—Mag. Földt., 1913, 21, № 8, p. 209.
- Tuzson J. Beiträge zur fossilen Flora Ungarn.—Mitt. Ungar. Geol. Reichsanst., 1914, 21, № 8, S. 233—261.
- Ulrich E. O. Contributions to american palaeontology, vol. 1. Cincinnati, 1886, p. 34—35.
- Unger F. Synopsis plantarum fossilium. Lipsiae, 1845, p. 16.
- Unger F. Genera et species plantarum fossilium. Vindabonae, 1850, p. 31—36.
- Unger F. 1. Iconographia plantarum fossilium.—Denkschr. Akad. Wiss. Wien, 1852, 4, S. 81—82.
- Unger F. 2. Pflanzenwelt der Jetztzeit in ihren historischen Bedeutung.—Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-Natur. Kl., 1952, 3, S. 191—236.
- Unger F. Über fossile Pflanzen des Süßwasser-Kalkes und Quarzes.—Denkschr. Akad. Wiss. Wien, 1858, 14, S. 9.
- Unger F. 1. Die Pflanzenreste der Lignit-Ablagerung von Schönstein in Unter-Steiermark.—Sitzb. Akad. Wiss. Wien, 1860, 41, S. 47—52.
- Unger F. 2. Sylloge plantarum fossilium.—Denkschr. Akad. Wiss. Wien, 1860, 19, S. 1—48.
- Upton C. On the occurrence of *Chara-nucules* in the Forest Marble of Tarlton near Kembl, Gloucestershire.—Proc. Cottesw. Nation. Field Club, 1909, 16, p. 237—239.
- Van Bellen K. C. On the presence of *Atopochara* Peck in the Lower Cretaceous of the Sebel, Ansaryich, Siria.—Micropaleontologist, 1948, 2, p. 16.
- Van den Broeck E. Exposé sommaire des observations et découvertes stratigraphiques et paléontologiques etc.—Ann. Soc. Roy. Malacol. Belg., sér. 3, 1881, 16, p. 130.
- Vishnu-Mitre. Charophyte remains from the Jurassic of Rajmahal Hills, Behar.—Curr. Sci., 1952, 21, № 2, p. 41—42.
- Wang-Shui. Tertiary Charophyta from Chaidamu (Tsaidam) basin, Gingshai (Chinghai) province.—Acta Paleobotan. Sinica, 1961, 9, № 3, p. 183—219.

- Wang-Shui, Chang Shan-jean. On the occurrence of *Sycidium melo* var. *pskoensis* Karpinsky from the Devonian of N. Szechuan.—Acta Paleontol. Sinica, 1956, 4, № 3, p. 381—386.
- Watelet A. Description des plantes fossiles du Bassin de Paris. Paris, 1836, p. 50—56.
- Weber C. A. Die Moostorfschichten in Steilfluer der Kurischen Nehrung zwischen Sarkau und Cranz.—Engler's Botan. Jb., 42, p. 43.
- Weithofer K. A. Einer Querprofil durch Molassebildungen Ober-Bayern.—Jb. Geol. Reichsanst. Wien, 1902—1903, 52, p. 48.
- Welsch J. Les lignites du littoral et les forêts submergées du l'ouest de la France.—Antropologique, 1917, 28, p. 209.
- Wethered R. On the occurrence of the fossil forms of the genus *Chara* in the Middle Purbeck strata.—Proc. Cottesw. Nation. Field Club, 1890, 10.
- White C. A. The Bear River formation and its characteristic fauna.—Bull. U. S. Geol. Survey, 1895, № 128, p. 63.
- Wicher C. A. Neues aus der angewandten Mikropaläontologie.—Petroleum, 1939, 34(33), S. 7—8.
- Wieland G. R. Further notes on ozarkian seaweeds and oolites.—Bull. Amer. Mus. Natur. Hist., 1914, 33, p. 245.
- Wille N. Characeen.—In: Engler u. Prantl. Natürl. Pflanzenfamilien. 2. Leipzig, 1891, S. 172.
- Williamson W. G. Organization of the fossil plants of the Coal Measures.—Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1880, 171, p. 493—539.
- Wilmarth B. G. Lexicon of geologic names of U. S., pt. 1—2.—Bull. U. S. Dept. Interior Geol. Survey, 1938, № 896, p. 1—2396.
- Włoszowska I. Pleistocäne Charen von Roztoki bei Iaslo.—Acta Soc. Botan. Polon., 1938, 15, № 2, str. 157—198.
- Womersley H. B. S., Ophel L. I. Protochara, a new genus of Characeae from Western Australia.—Roy. Soc. South Australia, 1947, 71, № 2, p. 311—317.
- Wood R. D. On Rafinesque's names for the Characeae.—Torrey Botan. Club Bull., 1948, 75, № 3, p. 282—285.
- Wood R. D. Stability and zonation of Characeae.—Ecology, 1950, 31, p. 642—647.
- Wood R. D. The Characeae.—Botan. Rev., 1952, (1951), 18, № 5, p. 317—353.
- Wood R. D. An analysis of ecological factors in the occurrence of Characeae of the Woods Hole Region, Massachusetts.—Ecology, 1952, 33, p. 104—109.
- Wood R. D. Gametangial constants of extant Charophyta for use in micropaleobotany.—J. Paleontol., 1959, 33, № 1, p. 186—194.
- Wright T. A stratigraphical account of the section from Round Tower Point to Alum Bay.—Ann. Mag. Natur. Hist., ser. 2, 1851, 7, p. 22.
- Wüst E. Die pleistozänen Ablagerungen der Travertingebietes der Gegend von Weimar.—Zs. Naturwiss., 1910, 82, S. 161—252.
- Zeiller R. Eléments de paléobotanique. Paris, 1900, p. 36.
- Zsigmondy W. Der artesische Brunnen im Stadtwaldchen zu Budapest.—Jb. Geol. Reichsanst. Wien, 1878, 27, S. 727.

2. Указатель к списку литературы по разделам

Анатомическое строение

- Карпинский, 1906; Маслов, 1947, 1956; Степанов, 1928; Groft, 1952; Fritsch, 1935; Grambast, 1952₂, 3 Groves, 1933; Harris, 1939; Hofmann, 1934; Horn af Rantzien, 1956₁, 1957, 1959₁, 2; Migula, 1897.

Классификация

- Grambast L. et N., 1953, 1954, 1955; Grambast L., 1956_{1, 2, 3, 4}, 1957, 1959; Horn af Rantzien, 1952₂, 1959_{1, 2}; Mädler, 1952, 1953₂, 1955_{1, 2}, 1957; Peck, 1938. 1944, 1946, 1953.

Местообитание

- Геккер, 1935; Голлербах, 1940, 1941, 1950; Доброхотова, 1953; Карпинский 1906, 1945; Маслов, 1947, 1959; Твенхофел, 1936; Corillon, 1950, 1952, 1953; Croft, 1952; Cuviller, 1951; Emberger et Magné, 1956; Grabau, 1932; Groves, 1933; Froment, 1954; Leriche, 1925; Magniez, Rat. Tintant, 1960; Peck, 1946, 1953; Ross, 1960.

Обызвествление и пороодообразующее значение

- Маслов, 1961₂; Arens, 1936; Cayeux, 1916; Davis, 1900; Fritsch, 1950; Mägdefrau, 1953; Pia, 1936; Rubenbauer, 1930; Schuette, Adler, 1929; Soergel, 1939; Stauffer, Thiel, 1923; Wüst, 1910.

Стратиграфическое значение и филогения

Дёмин, 1956; Колесников, 1960; Маслов, 1957; Freund, 1957; Grambast, 1959_{1,2}, 1961; Groves, 1933; Horn af Rantzien, 1959₂; Mädler, 1953₁, 1957; Pia, 1924, 1927; Rao, 1952; Rásky, 1956, 1958.

Техника выделения из пород, шлифования и фотографирования

Бочков, 1960; Гроздилова, 1960; Кривоборский, 1960; Миклухо-Маклай, 1960, 1962; Cummings, 1956; Fournier, 1956; Horn af Rantzien, 1953_{1,2}, 1954; Leclercq, Discry., 1950; Matthes, 1956; Purves, Martin, 1950; Shillaber, 1949; Teichert, 1948.

Sygidium и Trochiliscus

Карпинский, 1906, 1945; Маслов, 1961; Самойлова, 1955, 1959; Choubert, 1932; Croft, 1952; Dawson, 1889; Depare, 1924; Fritz, 1939; Hacquaert, 1932_{1,2}; Johnson, Konishi, 1956; Meek, 1873; Pander, 1856; Peck, 1934, 1936; Pia, 1927; Wanh Shui and Chang Shan-jean, 1956.

Изучение популяций ископаемых харофитов

Ross, 1960; Tongiorgi, 1956, 1959.

Сводки, обзоры и руководства, касающиеся ископаемых харофитов

Дёмин, 1956; Карпинский, 1906; Маслов, 1947; Dollfus, Fritel, 1919; Fritsch, 1950; Furon, Soyer, 1947; Groves 1924₂, 1926, 1933; Horn af Rantzien, 1959₃; Knowlton, 1919; Lange, 1954; Mädler, 1953₁, 1957; Mägdefrau, 1953; Migula, 1897; Němejc, 1959; Peck, 1944, 1946, 1953; Pia, 1926, 1927, 1936; Rao, 1938, 1952; Rásky, 1956; Sahni, 1944; Schimper, 1879; Seward, 1898, 1904; Solms-Laubach, 1887; Stainforth, 1956; Stopes, 1910, 1913; Unger, 1952, 1860; Wille, 1891; Wilmarth, 1938; Wood, 1952; Zeiller, 1900.

О Г Л А В Л Е Н И Е

Предисловие	5
<i>Глава I.</i> Краткий исторический обзор исследований ископаемых харофитов	7
<i>Глава II.</i> Основные особенности анатомии харофитов	12
1. Строение вегетативных и генеративных органов и относительная сохранность их в ископаемом состоянии	12
Вегетативные части харофитов	15
2. О номенклатуре органов плодоношения и их частей у современных харофитов	16
<i>Глава III.</i> Женский орган размножения харофитов в ископаемом состоянии и его диагностические признаки	19
1. Общая характеристика известковых оболочек ископаемых плодов	19
2. Утрикул, или внешняя известковая оболочка вегетативного происхождения	20
3. Гирогонит. Общая характеристика (23).— Ориентировка утрикула и гирогонита (24).— Величина и форма гирогонитов (26).— Известковые спирали (партекальцины) (28).— Орнаментация гирогонитов (30).— Вершина гирогонита, или апикальный полюс (31).— Базальная пластинка, ее положение и значение (35).— Базальная пора (39).— Оболочки ооспоры (спорины или мембраны) (39)	23
4. Сравнительная оценка диагностических признаков	40
<i>Глава IV.</i> Принципы классификации ископаемых харофитов	45
<i>Глава V.</i> Таблицы для определения и описания основных родов и орган-родов ископаемых харофитов	50
1. Таблицы для определения (первый вариант)	50
2. Список родов и орган-родов, диагнозы которых приведены в настоящей работе	52
3. Диагнозы основных родов и орган-родов харофитов (в алфавитном порядке)	52
Орган-род <i>Anomalachara</i> Maslov	52
Орган-род <i>Atopochara</i> Peck	53
Орган-род <i>Brevichara</i> Horn af Rantzien	53
Орган-род <i>Charites</i> Horn af Rantzien	53
Орган-род <i>Chovanella</i> Reitlinger et Jarzeva	54
Род <i>Clavator</i> Reid et Groves	55
Орган-род <i>Cravatorites</i> Horn af Rantzien	57
Орган-род <i>Croftiella</i> Horn af Rantzien	57
Род <i>Echinochara</i> Peck	57
Орган-род <i>Eochara</i> Choquette	57
Орган-род <i>Flabellochara</i> Grambast	59
Орган-род <i>Grambastichara</i> Horn af Rantzien	59
Орган-род <i>Grovesichara</i> Horn af Rantzien	59
Орган-род <i>Harrisichara</i> Grambast	60
Род <i>Laqynophora</i> Stache	60
Орган-род <i>Latochara</i> Mädlar	60
Орган-род <i>Maedleriella</i> Grambast	60
Орган-род <i>Maedlerisphaera</i> Horn af Rantzien	61
Орган-род <i>Microchara</i> Grambast	61
Орган-род <i>Nodosochara</i> Mädlar	61
Род <i>Nodosoclavator</i> Maslov	63
Орган-род <i>Obiusochara</i> Mädlar	63
Орган-род <i>Palaeochara</i> Bell	63
Орган-род <i>Peckichara</i> Grambast	63

Род <i>Perimneste</i> Harris	64
Орган-род <i>Porochara</i> Mädlar	64
Орган-род <i>Praechara</i> Horn af Rantzien	64
Орган-род <i>Psilochara</i> Grambast	65
Орган-род <i>Raskyaechara</i> Horn af Rantzien	65
Орган-род <i>Raskyella</i> L. et N. Grambast	65
Орган-род <i>Rhabdochara</i> Mädlar	66
Орган-род <i>Sphaerochara</i> Mädlar	66
Орган-род <i>Stellatochara</i> Horn af Rantzien	66
Орган-род <i>Stephanochara</i> Grambast	67
Орган-род <i>Sycidium</i> Sandberger	67
Орган-род <i>Tectochara</i> Grambast	68
Орган-род <i>Trochiliscus</i> Karpinsky	69
Орган-подрод <i>Karpinskya</i> Croft	69
Глава VI. Общие вопросы изучения харофитов	70
1. Местобитание харофитов	70
2. Обызвествление харофитов и их значение как пороодообразователей	72
3. Изучение популяций у ископаемых харофитов	74
Глава VII. Стратиграфическое распространение ископаемых харофитов и филогенетические схемы	76
Глава VIII. Технические приемы, применяемые при изучении ископаемых харофитов	82
1. Методика выделения и шлифования гирогонитов	82
2. Держатель микрообъектов	83
3. Фотографирование харофитов	85
4. Хранение микрофотографий	86
5. Терминология, применяемая при описании ископаемых харофитов	87
Терминология, принятая в настоящей работе	88
Литература	90
1. Общий список литературы по ископаемым харофитам	90
2. Указатель к списку литературы по разделам	101

CONTENTS

Introduction	5
I. A short historical review of fossil Charophytes studies	7
II. Anatomical features of fossil Charophytes	12
III. Fossil female reproduction organ and its determination	19
IV. Classification principles of fossil Charophytes	45
V. Tables for determination and description of fundamental genera and organ-genera in fossil Charophytes	50
VI. General questions in the study of fossil Charophytes	70
VII. On the stratigraphic distribution of fossil Charophytes and their phylogenetic schemes	76
VIII. Technical procedures used in the study of fossil Charophytes	82
Bibliography	90

Владимир Петрович Маслов

Введение в изучение ископаемых харовых водорослей

Труды Геологического института, выпуск 82

Утверждено к печати Геологическим институтом Академии наук СССР

Редактор издательства *О. М. Ванюкова*. Технический редактор *О. М. Гуськова*

РИСО АН СССР № 29—54В. Сдано в набор 26/XII 1962 г. Подписано к печати 30/III 1963 г.
 Формат 70×108^{1/16}. Печ. л. 6^{1/2}+2 вкл. Усл. печ. л. 9,58(8,9+0,68 вкл.). Уч.-изд. л. 9,0 (8,6+0,4 вкл.)
 Тираж 1000 экз. Т-03467. Изд. № 1267. Тип. зак. № 5486

Цена 64 коп.

Издательство Академии наук СССР. Москва, Б-62, Подсосенский пер., 21

2-я типография Издательства АН СССР. Москва, Г-99, Шубинский пер., 10

ИСПРАВЛЕНИЯ И ОПЕЧАТКИ

Стр.	Строка	Напечатано	Должно быть
22	14 св.	Fabellochara	Flabellochara
40	21 сн.	мезозойских	кайнозойских
43	17 сн.	marianii	merianii
60	20 св.	Lagynophora	Lagynophora
67	21 сн.	Modler	Mädler
92	29 сн.	terrano	terreno
92	34 сн.	rishegg	fishegg
94	5 св.	Genomanien	Cenomanien
98	11 св.	trochilischids	trochiliscids

64 коп.

558181

82