УДК 561.5:551.763

НОВЫЙ ВИД ETTINGSHAUSENIA SARBAENSIS (ANGIOSPERMAE) ИЗ СЕНОМАН – ТУРОНА ЗАПАДНОГО КАЗАХСТАНА В СВЕТЕ ПРОБЛЕМЫ КЛАССИФИКАЦИИ МЕЛОВЫХ ДИСПЕРСНЫХ ЛИСТЬЕВ ПЛАТАНОВОГО ОБЛИКА

© 2011 г. Н. П. Маслова*, П. В. Шилин**

*Палеонтологический институт им. А.А. Борисяка РАН e-mail: paleobotany_ns@yahoo.com **Институт Ботаники и фитоинтродукции МОН РК, Алматы Поступила в редакцию 19.10.2010 г. Принята к печати 01.11.2010 г.

На основе морфологических и кутикулярно-эпидермальных признаков листа приводится описание нового вида Ettingshausenia sarbaensis из сеноман-турона Западного Казахстана. Впервые для ископаемых листьев платанового облика показано уникальное строение эпидермы — комбинация энциклоцитного, латероцитного и парацитного типов устычных аппаратов и наличие трихом, развивающихся на одной или от двух до семи эпидермальных клетках. На основании вариаций морфологических и эпидермальных признаков выделено два морфотипа, соответствующих группам световых и теневых листьев. Обсуждается целесообразность рассмотрения меловых дисперсных листьев платанового облика в рамках морфологической классификации листьев.

введение

В последние десятилетия появились принципиально новые данные, касающиеся часто встречающихся в меловых умеренных флорах Северного полушария дисперсных листьев платанового облика. В силу этого вопрос о таксономической принадлежности этих ископаемых остатков все чаще обсуждается специалистами.

По сложившейся традиции, начиная с первых палеоботанических описаний в работах Л. Лекере, Дж. Ньюберри, И. Веленовского, О. Геера и других европейских и американских палеоботаников XIX в., такие листья на основании сходства общей морфологии листовых пластинок определяли современным родом Platanus L., однако, такой подход неоднократно подвергался критике (Wolfe, 1973; Красилов, 1976; Маслова, 2001, 2002). Позднее было показано, что листья платанового облика, наряду с существенным варьированием комбинаций морфологических признаков, также демонстрируют значительную изменчивость кутикулярно-эпидермальных признаков. На основе анализа этих данных выявлено, что все известные комбинации морфологических и кутикулярно-эпидермальных признаков, присущих представителям Platanaceae, у таких листьев укладываются в пределы изменчивости у современного рода Platanus (Маслова, 2008). Кроме того, есть указания, что такие листья, наряду с практически идентичной современному роду морфологией, могут характеризоваться и принципиально "не платановой" эпидермой (Rüffle, 1968; Krassilov, Shilin, 1995). Учитывая также тот факт, что случаи ассоциации листьев платанового облика с

различными репродуктивными структурами уже достаточно многочисленны и известны из различных временных интервалов (см. анализ в Maslova, 2008), путь наименования таких ископаемых дисперсных листьев родом морфологической (независимой от естественной) классификации кажется наиболее приемлемым. Этот подход к решению вопроса был обоснован в статье Н.П. Масловой с соавт. (2005). Работа по ревизии подобных находок уже начата (Куаček, Váchová, 2006; Моисеева, 2008, 2010); ряд авторов (Narita et al., 2008; Shilin, 2008), принимая концепцию использования рода морфологической классификации, определяют новые находки листьев платанового облика родом Ettingshausenia Stiehler в понимании Масловой с соавт. (2005). Существует и критическое отношение к предложенному подходу (Tschan et al., 2008).

Описанные в настоящей статье листья ранее упоминались как ассоциирующие с тычиночными соцветиями рода Sarbaia Krassilov et Shilin (Krassilov, Shilin, 1995). За недостаточностью материала в этой статье была приведена краткая характеристика морфологии листьев и эпидермы нижней поверхности листовой пластинки. Авторы обратили внимание на специфичность эпидермальных признаков, проявляющих ряд черт, сходных с таковыми у рода Quercus L. (Fagaceae). Впоследствии в палеоботанических коллекциях Института ботаники и фитоинтродукции МОН РК (г. Алматы) был обнаружен дополнительный материал, позволивший более детально описать морфологию и особенности кутикулярно-эпидермального строения этих листьев и выделить новый вид Ettingshausenia sarbaensis.

Исследование поддержано грантом РФФИ № 11-05-01104.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал происходит из толщи серых глин сеноман-туронского возраста в Сарбайском карьере недалеко от г. Рудный (Западный Казахстан). Коллекция растительных остатков была собрана и частично определена П.В. Шилиным (1986). В составе этой флоры им были установлены Asplenium dicksonianum Heer, Gleichenia sp., Sphenopteris sp., Sequoia heterophylla Velen., Cedrus sp., Platanus pseudoguillelmae Krass., P. cuneiformis Krass., Dalbergites simplex (Newb.) Sew., Ilex sp. Позднее (Frumin, Friis, 1996, 1999) представление о флоре местонахождения Сарбай было значительно расширено. Среди покрытосеменных были определены представители Ranunculales, Urticales, Rosales, Myrtales, Celastrales, Platanaceae, Illiciaceae и Magnoliaceae.

Остатки листьев платанового облика присутствуют в коллекции обильно, большей частью в виде фрагментов, относительно целые листья встречаются реже, но по имеющемуся материалу возможно реконструировать форму листовых пластинок и диагностировать их принадлежность к двум морфологическим типам (Platanus pseudoguillelmae и P. cuneiformis в понимании Шилина, 1986).

Для изучения деталей жилкования высоких порядков фрагменты породы с инкрустациями помещались в сканирующий микроскоп (СЭМ) без предварительной обработки. Кутикулярно-эпидермальное строение листьев изучалось на немацерированных углистых фитолеймах, предварительно очищенных от породы плавиковой кислотой, а также кутикулах после мацерации углистых фитолейм смесью Шульце и щелочью. Кутикулы после мацерации исследовались в проходящем свете под световым микроскопом (СМ) Ахioplan-2 и при помощи СЭМ. Фотографии отпечатков листьев сделаны при помощи цифровой камеры Nikon Coolpix 8700. Микрофотографии выполнены на СЭМ CamScan.

Коллекции № 417, 419 хранятся в Институте ботаники и фитоинтродукции МОН РК (г. Алматы). Образец № 5266/3 хранится в Палеонтологическом музее им. Ю.А. Орлова, Москва, коллекция № 5266.

СИСТЕМАТИКА К Л А С С MAGNOLIOPSIDA Г Р У П П А PLATANOFOLIA KRASSILOV, 1979 Род Ettingshausenia Stiehler, 1857

Ettingshausenia sarbaensis N. Maslova et Shilin, sp. nov.

Табл. XIII, фиг. 1-8; табл. XIV, фиг. 1-10 (см. вклейку)

Название вида от карьера Сарбай.

Го л о т и п — № 417/33; лист; Западный Казахстан, местонахождение Сарбай, жиркиндекская свита, сеноман — турон (рис. 1, a; 3, a). D i a g n o s i s. Leaf lamina entire or slightly lobed, rhomboid. Leaf base widely wedge-shaped, decurrent, occasionally peltate. Leaf blade apex acuminate. Lobes small, triangular. Leaf margin and sinuses between the lobes toothed. Teeth usually small, triangular, concaveconcave to convex-concave, with rounded glandules. Vénation palinactinodromous, craspedodromous. Secondary veins weakly arching, three to four pairs, their endings often angulate. Short veins are inserted between secondary veins. Basal veins alternate or opposite. Infrabasal veins up to two pairs. Tertiary veins angulate, orthogonally reticulate, scalariform or branching scalariform.

Leaves hypostomous. Cells of the costal zone in longitudinal rows, from square to strongly elongate. Cuticle of upper leaf surface relatively thick, finely folded, with radial folds diverging from trichome bases. Ordinary epidermal cells of upper leaf surface polygonal, isodiametric or slightly oblong. Anticlinal walls straight, frequently sinuous. Ordinary epidermal cells of lower leaf surface polygonal, usually oblong, anticlinal walls sinuous. Stomata widely broadly oval or circular, encyclocytic, incomplete amphicyclocytic, laterocytic, or, rarely, paracytic. Subsidiary cells specialized, smaller than ordinary epidermal cells, radial, with strongly cutinized periclinal walls, which often fuse into continuous rim folded perpendicular to long axis of stoma. Trichomes develop on one or from two to five ordinary epidermal cells. Trichome bases quite cutinized, round or oval in plan.

Описание (рис. 1; 2, *б*, *в*; 3–5). Листья простые, цельные или с небольшими боковыми лопастями. Выделяется два морфологических типа листьев. К первому морфотипу относятся листья с широко ромбической листовой пластинкой, где ширина пластинки превышает ее длину, а максимальная ширина приходится на верхнюю половину пластинки (рис. 3, фиг. а-в). Ко второму – листья, имеющие правильно ромбическую пластинку, где длина превышает ширину, а максимальная ширина пластинки наблюдается на середине пластинки или чуть ниже (рис. 3, *и*, *к*). Имеется ряд переходных морфотипов (рис. 3, г-е). Листовая пластинка с широко клиновидным, низбегающим, иногда пельтатным основанием, верхушка заостренная. Боковые лопасти отсутствуют или небольшие, треугольной формы. Край листа зубчатый. Бухты между лопастями зубчатые. Зубцы большей частью мелкие (более крупные зубцы развиваются иногда на окончаниях вторичных жилок), треугольные, вогнутовогнутые или вогнуто-выпуклые, с округлыми железками на вершинах (рис. 2, б). Жилкование палинактинодромное, краспедодромное. Вторичные жилки в числе трех-четырех пар, дуговидные, концы их часто слегка угловатые. Между вторичными жилками нередки короткие вставочные жилки, заканчивающиеся серией анастомозов с третичными жилками. Базальные жилки очередные или супротивные, дуговидные. По толщине базальные жилки не отличаются от ближайших вторичных жилок, имеют до трех акроскопических и до пяти базиско-



Рис. 1. Морфология листьев Ettingshausenia sarbaensis sp. поv.: *a* – голотип № 417/33; δ – экз. № 417/18; *в* – экз. № 417/10; *г* – экз. № 417/22; ∂ – экз. № 417/12. Длина масштабной линейки 1 см.

пических ответвлений. Инфрабазальные жилки в числе до двух пар, развиты в различной степени. Третичное жилкование от ортогонально-сетчатого до лестничного и ветвисто-лестничного. Третичные жилки угловатые, создают сеть анастомозов. Жилки более высоких порядков образуют сеть полигональных ячей диаметром от 250 до 500 мкм, в более крупных ячеях заканчиваются короткие конечные жилки (рис. 2, *в*).

Листья гипостоматные. Кутикула клеток костальной зоны довольно мощная, мелкоскладчатая, складки ориентированы вдоль продольной оси клеток. Клетки костальной зоны располагаются продольными рядами вдоль жилки, по форме от почти



Рис. 2. Ettingshausenia sarbaensis sp. nov. и фрагмент ассоциирующей коры: a - экз. № 417/39, фрагмент коры; $\delta - экз$. № 5266/3, зубцы с железками; a - экз. 417/18, детали жилкования высоких порядков, СЭМ. Длина масштабной линейки: a - 1 см; $\delta - 1$ мм; a - 1000 мкм.

квадратных до сильно вытянутых, длиной от 10 до 35 мкм, шириной около 10 мкм (табл. XIII, фиг. 1, 2).

Кутикула верхней поверхности листа довольно мощная, ее наружная поверхность мелкоскладчатая, складки располагаются беспорядочно или параллельно длинной оси клетки (табл. XIII, фиг. 4–6). Отчетливо выражены радиально расположенные кутикулярные складки, расходящиеся от сильно кутинизированных оснований трихом (табл. XIII, фиг. 4). Основные клетки эпидермы верхней поверхности листа полигональные, изодиаметрические или слегка вытянутые, длиной от 15 до 45 мкм, шириной от 15 до 35 мкм (табл. XIII, фиг. 7, 8; рис. 4, *а*, δ). Антиклинальные стенки клеток большей частью прямые, реже извилистые.

Основания трихом округлые или овальные, диаметром от 25 до 50 мкм, в числе один—три на 100 мкм², сильно кутинизированные, толщина кутинового кольца достигает 10 мкм, окружены отчетливо выраженными радиально расходящимися кутикулярными складками, развиваются на контакте от трех до семи основных клеток эпидермы (табл. XIII, фиг. 4–6; рис. 4 a, δ).

Кутикула нижней поверхности листа более тонкая, чем на верхней поверхности, с мелкой продольной складчатостью, ориентированной вдоль длинной оси основных клеток эпидермы (рис. 5, *д*). Основные клетки эпидермы нижней поверхности листа полигональные, большей частью вытянутые, 10–20 мкм шириной и 15–35 мкм длиной, с отчетливо выраженными извилистыми антиклинальными стенками (табл. XIV, фиг. 1–8; рис. 4, *в*, *г*). Амплитуда извилистости в отдельных случаях достигает одной трети ширины клетки (рис. 4, *в*).

Эпидерма нижней поверхности листа несет устьица и трихомы (табл. XIV, фиг. 1-8; рис. 4, в, е; 6). Устьица ориентированы беспорядочно, они широко овальные или округлые, размером 15 (18) × \times 18 (20) мкм, в числе до шести на 100 мкм² поверхности листа, энциклоцитные (табл. XIV, фиг. 7), неполно амфициклоцитные (табл. XIV, фиг. 8), латероцитные (табл. XIV, фиг. 9) или, реже, парацитные (табл. XIV, фиг. 10). Встречаются переходные от энциклоцитного к латероцитному типы. Побочные клетки специализированные, преимущественно в числе шести, узкие, длиной до 15 мкм, шириной 5-6 мкм, расположены радиально, с сильно кутинизированными складчатыми периклинальными стенками. Утолщенные периклинальные стенки клеток нередко сливаются в сплошной околоустьичный валик, шириной 4-7 мкм, имеющий частые перпендикулярные длинной оси устьица складки (рис. 4, г; 5, ж). Наружные апертуры устьиц эллиптические.

Трихомы частые, в числе до восьми на 100 мкм² поверхности листа, развиваются на одной клетке (XIV, фиг. 6), или на контакте от двух до семи основных клеток эпидермы (табл. XIV, фиг. 2–8; рис. 4, e, e). Основания трихом сильно кутинизированы, в плане округлые или, чаще, овальные, диаметром от



Рис. 3. Морфология листьев Ettingshausenia sarbaensis sp. nov.: *a* – голотип № 417/33; *б* – экз. № 417/12; *e* – экз. № 417/2; *e* – экз. № 417/41; *d* – экз. № 419/2; *e* – экз. № 417/34; *ж* – экз. № 417/5; *з* – экз. № 417/22; *u* – экз. № 417/10; *к* – экз. № 417/18. Длина масштабной линейки 1 см.

10 до 20 мкм. Верхняя часть трихом чаще обломана, но оставшиеся фрагменты достигают длины 30 мкм (рис. 5, *в*, *г*). Трихомы располагаются более или менее равномерно по всей поверхности листа и вблизи жилок, часто окружают устьица.

С р а в н е н и е. По общей морфологии листовой пластинки новый вид наиболее сходен с Ettingshausenia cuneifolia (Bronn) Stiehler из сеномана Чехии (Kvaček, Váchová, 2006) и Е. louravetlanica (Herman et Shczepetov) Herman et Moiseeva из сеномана района бухты Угольной, Северо-Восток России (Моисеева, 2010). Основным отличительным морфологическим признаком Е. sarbaensis sp. nov. является доминирование ортогонально-сетчатого третичного жилкования, а также наличие коротких вставочных вторичных жилок. Кутикулярно-эпидермальные признаки известны для Е. cuneifolia и E. laevis (Velenovský) Кvaček et Váchová (Kvaček, Váchová, 2006). Отличительными эпидермальными признаками нового вида являются преимущественно энциклоцитный, реже неполно амфициклоцитный (типы, не встречающиеся у представителей Platanaceae) и латероцитный типы устьичного аппарата, слияние сильно кутинизированных периклинальных стенок узких побочных клеток с образованием околоустьичного валика, имеющего поперечную складчатость (рис. 5).

З а м е ч а н и я. Краткая характеристика морфологии и эпидермы этих листьев дана в работе В.А. Красилова и П.В. Шилина (Krassilov, Shilin, 1995). Этими авторами отмечена уникальность эпидермальных признаков, во многом сходных с неко-



Рис. 4. Особенности эпидермального строения Ettingshausenia sarbaensis sp. nov., CM: a – экз. № 417/2, морфотип I, кутикула верхней поверхности листа; δ – экз. № 417/34, морфотип II, кутикула верхней поверхности листа; e – экз. № 417/2, морфотип I, кутикула нижней поверхности листа; e – экз. № 417/34, морфотип II, кутикула нижней поверхности листа; e – экз. № 417/34, морфотип II, кутикула нижней поверхности листа; e – экз. № 417/34, морфотип II, кутикула нижней поверхности листа; e – экз.

торыми представителями Fagaceae. Однако за неимением достаточного материала не была установлена систематическая принадлежность листьев, авторы ограничились лишь указанием на ассоциацию с платаноидными тычиночными соцветиями рода Sarbaia, а также на сходство их морфологии с платановыми, а эпидермы – с представителями Platanaceae и Fagaceae. В ассоциации с этими листьями недавно было описано уникальное соплодие рода Sarbaicarpa N. Maslova, характеризующееся мозаичным сочетанием признаков семейств Platanaceae и Hamamelidaceae (Maslova, 2009).

Листья E. sarbaensis sp. nov. встречены в ассоциации с фрагментами коры (рис. 2, *a*), сходной с таковой у современного платана. Совместное нахождение листьев и фрагментов коры в одном

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 4 2011

слое, на одних и тех же штуфах породы позволяет предположить принадлежность этих находок одному растению. Фрагменты коры различны по внешним очертаниям и величине. Продольный рельефный рисунок на коре практически идентичен таковому у современного платана.

М а т е р и а л. Более 30 отпечатков листьев различной сохранности из типового местонахождения и пять фрагментов коры.

ОБСУЖДЕНИЕ

В монографии Шилина (1986) из толщи серых глин Сарбайского карьера были определены два вида рода Platanus — P. pseudoguillelmae и P. cuneiformis. Как известно, эти виды были выделены исключи-



Рис. 5. Особенности эпидермального строения нижней поверхности листа Ettingshausenia sarbaensis sp. nov., СЭМ: *а* – экз. № 417/10; *б*, *в* – экз. № 419/2; *г*, *е*–*з* – голотип № 417/33; *д* – экз. № 417/22. *а*–*ж*: фитолеймы после очистки в плавиковой кислоте, вид снаружи; *з* – кутикула после мацерации, вид изнутри.



Рис. 6. Фрагмент эпидермы нижней поверхности листа Ettingshausenia sarbaensis sp. nov.; прорисовка табл. XIV, фиг. 3.

тельно по общей морфологии листа, кутикулярноэпидермальные признаки для них неизвестны. Листья P. pseudoguillelmae отличаются широко ромбическими листовыми пластинками, максимум ширины пластинки приходится на ее верхнюю половину. Отношение длины листовой пластинки к ее ширине у P. pseudoguillelmae менее единицы. Листья P. cuneiformis имеют правильно ромбическую пластинку, где максимальная ширина наблюдается на середине пластинки или чуть ниже. Отношение длины листовой пластинки к ширине у P. cuneiformis более единицы. Таким образом, по признакам формы листовой пластинки и отношению ее длины к ширине виды P. pseudoguillelmae и P. cuneiformis хорошо различимы. Проведенный нами анализ морфологических и кутикулярно-эпидермальных признаков сарбайских листьев позволил выделить два типа листовых пластинок, соответствующих в принятом понимании видам P. pseudoguillelmae (морфотип I) и P. cuneiformis (морфотип II), которые объединяются переходными формами в один вариационный ряд. Единые для обоих морфотипов достаточно специфичные кутикулярно-эпидермальные признаки дали основания для объединения этих находок в один новый вид Ettingshausenia sarbaensis sp. nov. Схема типов устьичных аппаратов, характерных для нового вида, приведена на рис. 7.

В монографии Шилина (1986) не приводится сведений о кутикулярно-эпидермальных признаках сарбайских листьев. Как показали более поздние (Krassilov, Shilin, 1995) и настоящие исследования, признаки строения эпидермы оказались принципиально новыми для листьев платанового облика. Энциклоцитный тип устьичного аппарата (термин предложен А.Я. Штромбергом (1956), позднее (Stace, 1965) этот тип был назван циклоцитным) с образованием сплошного поперечноскладчатого околоустьичного валика у листьев обоих морфологических типов (P. pseudoguillelmae и P. cuneiformis sensu Шилин, 1986) не был известен для ископаемых платаноидных листьев. Красиловым и Шилиным (Krassilov, Shilin, 1995) отмечалось сходство описанной эпидермы с таковой у ряда представителей Fagaceae. Действительно, подобные устьичные аппараты (где специализированные побочные клетки энциклоцитных аппаратов сливаются в сплошной околоустьичный валик, имеющий радиальную штриховку) известны у современных дубов Quercus wislizeni A. DC. и Q. ilex L. Кроме этого, практически идентичные устьичные аппараты встречены в эпидерме миоценового Quercus sp. (Алексеенко, Красилов, 1980).

У современных представителей семейства Platanaceae энциклоцитные устьица также не известны. И. Фринс-Клэссенс и В. Ван Котем (Fryns-



Рис. 7. Схемы типов устьичных аппаратов, обнаруженных в эпидерме листьев Ettingshausenia sarbaensis sp. nov.: a -энциклоцитный; $\delta -$ неполно амфициклоцитный; e - латероцитный; e - парацитный.

Сlaessens, Van Cotthem, 1973) отнесли устьица Platanus kerrii Gagnep., описанные П. Баасом (Baas, 1969), к циклоцитному типу, однако, по приведенным в работе Бааса изображениям невозможно сделать такой вывод. Энциклоцитные (циклоцитные) устьица характеризуются замкнутым кольцом специализированных побочных клеток, в то время как на изображениях Бааса отчетливо видно, что это кольцо разомкнуто в районе полярных областей устьица. Такой тип устьичного аппарата принято называть латероцитным. Более того, также видны переходные к аномоцитному типы устьичных аппаратов.

Энциклоцитные устьичные аппараты отмечены у современных родов подсемейств Exbucklandioideае и Rhodoleioideae семейства Hamamelidaceae (Pan et al., 1990), однако, их побочные клетки образуют характерное кольцо без слияния их периклинальных стенок в сплошной околоустьичный валик. Практически идентичное с современными представителями рода Exbucklandia R.W. Brown строение эпидермы (энциклоцитные устьичные аппараты) описано у плиоценового вида E. tengchongensis J.Y. Wu et B.N. Sun, провинция Юньнань, Юго-Западный Китай (Wu et al., 2009).

Наряду с энциклоцитными устьицами в эпидерме нижней поверхности листа Ettingshausenia sarbaensis sp. nov. обнаружены также неполно амфициклоцитные, латероцитные и редкие парацитные устьичные аппараты. Комбинация энциклоцитного и латероцитного типов в пределах одного листа описана, например, для представителей семейств Celastraceae, Buxaceae, Chloranthaceae, Balanopaceae и Hamamelidaceae (Hartog, Baas, 1978; Баранова, 1980, 1981, 1986; Baranova, 1983, 1992), но никогда не была показана для представителей Platanaceae. Что касается парацитных устьиц, то их присутствие в эпидерме платаноидных листьев отмечено уже с альба (Upchurch, 1981, 1984), однако, в комбинации с энциклоцитными и латероцитными устьицами до настоящего момента известно не было.

Устьичные аппараты рода Platanus преимущественно классифицируются как аномоцитные (Kvaček et al., 2001; Carpenter et al., 2005; и др.). Р. Карпентер с соавт. (Carpenter et al., 2005) показали, что виды современного Platanus характеризуются комбинациями аномоцитного, латероцитного, а также иногда парацитного типов устьичных аппаратов. При этом в эпидерме современного платана аномоцитные устьица доминируют, а латероцитные и парацитные устьица встречаются относительно реже. Процентное соотношение различных типов устьичных аппаратов (энциклоцитного и латероцитного) у сеноман-туронского вида E. sarbaensis sp. поу. примерно одинаково, т. е., нет оснований говорить о доминировании какого-то одного типа устьиц. Тенденция уменьшения числа типов устьичных аппаратов, встречающихся в пределах одного листа у покрытосеменных растений, прослеженная с раннего мела и поныне, была выявлена Г. Апчерчем (Upchurch, 1981). Отметим, что в эпидерме Е. sarbaensis sp. nov. не встречен характерный для платана аномоцитный тип устьиц, что в сочетании с традиционной в общих чертах для современного рода морфологией листа дает основание для обособленного положения нового вида в ряду ископаемых платаноидных листьев, а также среди видов современного рода Platanus.

Анализ морфологических и эпидермальных признаков E. sarbaensis sp. nov. позволяет предположить, что морфологические типы, соответствующие ранее (Шилин, 1986) определенным на этом материале видам Р. pseudoguillelmae (морфотип I) и Р. cuneiformis (морфотип II), на самом деле являются разновидностями световых и теневых листьев нового вида. Начиная с исследований В.Р. Заленского (1904), стало очевидно, что морфологические и кутикулярно-эпидермальные признаки растений могут в значительной степени варьировать и зависят от микроклиматических условий, в которых развивается лист, особенно в развитых кронах крупных деревьев и кустарников. Такие данные в последнее время стали известны как для современных (например, Strauss-Debenetti, Berlyn, 1994; Kürschner, 1997; Sun et al., 2003; Маслова и др., 2008а, б; и др.), так и для ископаемых (например, Barbacka, van Konijnenburg-van Cittert, 1998; Guignard et al., 2001; Denk, Velitzelos, 2002; Kvaček, Manchester, 2004; Wu et al., 2009; и др.) растений.

Общеизвестно, что теневые листья покрытосеменных древесных растений по сравнению со световыми, как правило, имеют более крупные, тонкие, менее опушенные листовые пластинки с менее плотной сетью жилкования. Кутикула таких листьев более тонкая, основные клетки эпидермы более крупные, антиклинальные стенки основных клеток эпидермы извилистые, устьица более крупные по размерам, но малочисленные. Напротив, световые листья мелкие, с плотной сетью жилкования, более опушены. Кутикула световых листьев более мощная, основные клетки эпидермы мельче, антиклинальные стенки основных клеток эпидермы прямые, устьица мелкие, многочисленные (Шенников, 1950; Горышина, 1979; Лотова, 2000; и др.).

По нашему мнению, к морфотипу I принадлежат световые, а к морфотипу II — теневые листья вида Е. sarbaensis sp. nov. Подтверждением этому могут служить соответствующие морфологические и эпидермальные признаки. Так, листья морфотипа I характеризуются широко ромбическими листовыми пластинками с максимумом ширины пластинки, приходящимся на ее верхнюю половину. При этом, как правило, ширина пластинки листа превышает ее длину. Листья морфотипа II имеют правильно ромбическую пластинку, а максимальная ширина отмечается на середине или чуть ниже пластинки.

Кроме этого, длина пластинки у листьев этого морфотипа больше, чем ее ширина. На примере современного вида Platanus acerifolia Willd. (Маслова и др., 2008а) нами было показано, что лопастные листья различаются по отношению длины пластинки к ее ширине, и их расположение в кроне дерева подчиняется определенной закономерности. В центральной части кроны располагаются лопастные листья (теневые), у которых длина листовой пластинки превышает ее ширину, а внешнюю поверхность кроны (световые) составляют листья, у которых ширина в той или иной степени превышает их длину. По аналогии с этими данными, полученными на материале современного вида платана, можно предположить, что листья платанового облика E. sarbaensis sp. nov. морфотипа I (ширина превышает длину листовой пластинки) располагались по периферии кроны и являлись световыми, тогда как листья морфотипа II (длина превышает ширину листовой пластинки) находились внутри кроны и были теневыми. Это предположение поддерживают также и другие морфологические признаки листа. Так, среди листьев E. sarbaensis sp. nov. нами встречены как формы с отчетливыми вторичными и частыми ветвисто-лестничными третичными жилками (морфотип I), так и формы с более тонкими вторичными и более редкими неотчетливыми ортогонально-сетчатыми третичными жилками (морфотип II). Как отмечалось выше, эти признаки также указывают на возможную принадлежность первого морфотипа к группе световых, а второго морфотипа – к группе теневых листьев.

Кутикулярно-эпидермальный анализ листьев этих двух морфотипов показал, что они характеризуются уникальным для платаноидных листьев общим эпидермальным строением, что указывает на их принадлежность к одному виду. В то же время на основании определенных вариаций в строении эпидермы эти морфологические типы листьев могут быть рассмотрены в качестве групп световых и теневых листьев, располагающихся в различных частях кроны дерева и, соответственно, существующие в различных микроклиматических условиях. Различные комбинации абиотических факторов (разная интенсивность светового фона, водоснабжения, иссушение воздушными потоками) провоцируют определенные вариации в строении покровных тканей растений. Эпидерма предположительно световых листьев E. sarbaensis sp. nov. (морфотип I, рис. 4, *a*, *в*) составлена более мелкими основными клетками, устьица и трихомы здесь более многочисленные, основания трихом несколько мельче, чем у листьев морфотипа II. Основные клетки эпидермы предположительно теневых листьев (морфотип II, рис. 4, б, г) в целом несколько более крупные, число устьиц и трихом на единицу площади листовой пластинки меньше, чем у световых листьев, основания трихом в целом крупнее. При этом степень извилистости антиклинальных стенок основных клеток эпидермы и размеры устьичных аппаратов у листьев двух морфотипов Е. sarbaensis sp. nov. существенно не различаются, однако процент клеток с извилистыми антиклинальными стенками у листьев морфотипа II несколько выше.

Изучение платаноидных листьев из местонахождения Сарбай вновь возвращает нас к необходимости рассмотрения вопроса правомерности определения дисперсных листьев платанового облика современным родом Platanus. Эта проблема обсуждалась нами ранее (Маслова и др., 2005; Маслова, 2008; Maslova, 2010 и др.), и на сегодняшний день является также дискуссионной. Как уже было неоднократно показано на примере ископаемых листьев, внешне похожих на листья современного платана, их исключительно макроморфологическое сходство не всегда сопровождается предполагаемой идентичностью в строении эпидермы, а примеры ассоциации таких листьев с различными репродуктивными структурами (отличными от таковых у современного платана и отнесенными к иным семействам) дают повод сомневаться в правомерности суждения о широком существовании современных таксонов в меловом периоде (Rüffle, 1968; Krassilov, Shilin, 1995; Маслова, Герман, 2004, 2006; Maslova et al., 2005; Maslova, 2009 и др.). Мы вправе лишь констатировать факт появления в мелу определенных морфологических типов листьев и сохранения их стандартной макроморфологии в течение значительного периода вплоть до настоящего времени. Поэтому применение в практике определения сходных по макроморфологии с современными родами меловых дисперсных листовых остатков морфологической системы, независимой от естественной системы цветковых растений, представляется наиболее верным путем.

Целесообразность применения морфологической классификации при идентификации ископаемых дисперсных листовых остатков была обоснована Красиловым (1979). Им был предложен вариант такой системы для ископаемых листьев покрытосеменных, который впоследствии обсуждался и дорабатывался (Мейен, 1987; Красилов, 1989 и др.). С одной стороны, такой подход может быть интересен в связи с выяснением времени возникновения/исчезновения определенного морфологического типа листа в геологической летописи и соотношения отдельных морфотипов листьев в определенных временных интервалах. С другой, этот путь кажется на сегодняшний день единственным приемлемым для наименования таких палеоботанических объектов.

В недавней статье Г. Чана с соавт. (Tschan et al., 2008) предложенный подход наименования дисперсных ископаемых листьев платанового облика родом Ettingshausenia (Маслова и др., 2005), классифицируемым по морфологической системе, под-

вергся критике. Как нам представляется, авторами не до конца была понята сама идея использования морфологической системы (Красилов, 1979, 1989; Мейен, 1987 и др.) для классификации меловых дисперсных листьев, морфологически неотличимых от соответствующих морфотипов у современных таксонов. Основной претензией этих исследователей является тот факт, что диагноз рода Ettingshausenia не несет информации о кутикулярноэпидермальном строении листьев. Однако мы, следуя принципам организации морфологической системы, намеренно отошли от привлечения кутикулярно-эпидермальных признаков и выбрали род, характеризующийся сходной с Platanus морфологией листа и не имеющий данных по строению эпидермы. Широко известно, что не все роды, выделенные по листьям на ископаемом материале, имеют диагнозы, включающие информацию о строении эпидермы. Часто палеоботаники имеют дело с отпечатками листьев, лишенными фитолейм, и диагностируют их исключительно по признакам макроморфологии. Такие находки, например, составляют большой процент в меловых флорах Северо-Востока России и ряда других. В отсутствие знаний об эпидермальном строении, на основе одной только морфологии листа неправомерно утверждать о принадлежности ископаемого материала к современному роду. Прекрасной иллюстрацией к сказанному является находка E. sarbaensis sp. nov., где сходная с таковой у современного рода морфология сочетается с принципиально иным, не "платановым" строением эпидермы. Комбинация энциклоцитного и латероцитного типов устьичных аппаратов не встречается у современного рода и никогда ранее не была известна у ископаемых листьев платанового облика. Более того, эти листья встречены совместно с тычиночными соцветиями Sarbaia (Krassilov, Shilin, 1995), отнесенными к семейству Platanaceae, но отличными от таковых у Platanus, а также с соплодиями рода Sarbaicarpa, характеризующимися мозаичным сочетанием признаков семейств Platanaceae и Hamamelidaceae (Maslova, 2009).

Примеров ассоциации листьев платанового облика и разнообразных, отличных от таковых у рода Platanus, репродуктивных структур уже немало (например, Krassilov, Shilin, 1995; Маслова, Герман, 2004, 2006; Maslova et al., 2005; Maslova, 2009). Ha ocновании микроструктурных особенностей строения эти репродуктивные структуры не могут быть отнесены к современному роду Platanus. Безусловно, мы не можем с полной уверенностью считать совместно захороненные, но не обнаруженные в органической связи листья и репродуктивные структуры принадлежащими одному и тому же растению. Однако такая вероятность довольно высока, учитывая уже имеющийся опыт и статистику случаев совместно захороненных органов растений. Можно более или менее уверенно предполагать принадлежность одному растению различных органов в случае, например, когда находки получены из одного слоя, располагаются на одном штуфе породы, и при этом в изучаемой флоре отсутствуют какие-либо иные остатки, морфологически сходные с исследуемыми.

По выражению Чана с соавт. (Tschan et al., 2008, с. 231), род Ettingshausenia в понимании Масловой с соавт. (Маслова и др., 2005) представляет собой "мусорную корзину" для сброса разнообразных листьев неизвестной систематической принадлежности ("Ettingshausenia would become a "garbage can" genus for possibly unrelated taxa"). Заметим, что на основании принципов морфологической системы Ettingshausenia является родом, куда могут попасть листья, возможно, относящиеся не только к разным родам, но и к разным семействам естественной системы растений. В составе рода могут оказаться как листья типичной "платановой" морфологии, имеющие характерные для платана эпидермальные признаки, так и подобные листья, не несущие информации о структуре эпидермы или отличающиеся противоречивыми эпидермальными характеристиками. Такая эклектичность рода является вынужденной необходимостью, а не изначальным стремлением образовать "мусорную корзину". Думается, что в действительности практика выделения новых родов на основании отдельных отпечатков листьев, характеризующихся различными комбинаниями известных признаков эпидермы (количественных и размерных), приводит к образованию "мусорной корзины" на уровне семейства. Возрастающее при этом число родов, вероятнее всего, не отражает действительное таксономическое разнообразие древних платаноидов. Таксоны, входящие в эту "корзину", при более широком анализе и изучении изменчивости кутикулярно-эпидермальных признаков на больших монотопных выборках могли бы быть сведены к нескольким (одному?) родам.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алексеенко Т.М., Красилов В.А. Строение эпидермиса и систематическое положение дубов с лопастными листьями из миоцена Приморья // Палеонтол. журн. 1980. № 3. С. 118–124.

Баранова М.А. Сравнительно-стоматографическое исследование семейств Вихасеае и Simmondsiaceae // Систематика и эволюция высших растений. Л.: Наука, 1980. С. 68–75.

Баранова М.А. О латероцитном типе устьичного аппарата у цветковых // Ботан. журн. 1981. Т. 66. № 2. С. 179–185.

Баранова М.А. Сравнительно-стоматографическое исследование сем. Chloranthaceae // Проблемы палеоботаники / Ред. А.Л. Тахтаджян. Л.: Наука, 1986. С. 12–19.

Горышина Т.К. Экология растений. М.: Высшая школа, 1979. 368 с.

Заленский В.Р. Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений // Изв. Киевск. политехн. ин-та. 1904. Т. 4. 209 с.

Красилов В.А. Цагаянская флора Амурской области. М.: Наука, 1976. 92 с.

Красилов В.А. Меловая флора Сахалина. М.: Наука, 1979. 183 с.

Красилов В.А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений. М.: Наука, 1989. 263 с.

Лотова Л.И. Морфология и анатомия высших растений. М.: Эдиториал УРСС, 2000. 528 с.

Маслова Н.П. Меловые – палеогеновые платановые и гамамелидовые Дальнего Востока и Сибири: морфология, систематика, филогения // Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. М.: ПИН, 2001. 24 с.

Маслова Н.П. Меловые платаны: реальность или заблуждение? // Памяти чл.-корр. АН СССР В.А. Вахрамеева (к 90-летию со дня рождения). М.: ГЕОС, 2002. С. 177–179.

Маслова Н.П. Морфология, систематика и филогения ископаемых платаноидов и гамамелид // Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. М.: ПИН, 2008. 48 с.

Маслова Н.П., Волкова Л.Д., Горденко Н.В. Морфологическая изменчивость листьев Platanus acerifolia Willd. (Platanaceae) и подходы к определению меловых дисперсных листьев платанового облика // Ботан. журн. 2008а. Т. 93. № 6. С. 825–839.

Маслова Н.П., Герман А.Б. Новые находки ископаемых Нататеlidales и проблема филогенетических взаимоотношений платановых и гамамелидовых // Палеонтол. журн. 2004. № 5. С. 94–105.

Маслова Н.П., Герман А.Б. Совместная находка соплодий Friisicarpus nom. nov. (Platanaceae) и листьев платанового облика в сеномане Западной Сибири // Палеонтол. журн. 2006. № 1. С. 103–106.

Маслова Н.П., Горденко Н.В., Волкова Л.Д. Особенности строения эпидермы листьев Platanus acerifolia Willd. (Platanaceae) и значение кутикулярного анализа для определения меловых листьев платанового облика // Ботан. журн. 2008б. Т. 93. № 7. С. 982–995.

Маслова Н.П., Моисеева М.Г., Герман А.Б., Квачек И. Существовали ли платановые в меловом периоде? // Палеонтол. журн. 2005. № 4. С. 98–110.

Мейен С.В. Основы палеоботаники. М.: Недра, 1987. 403 с.

Моисеева М.Г. Новые покрытосеменные из маастрихта района лагуны Амаам (Северо-Восток России) // Палеонтол. журн. 2008. № 3. С. 92–105.

Моисеева М.Г. Новые данные о сеноманской флоре района бухты Угольной (Северо-Восток России) // Палеонтол. журн. 2010. № 2. С. 100–110.

Шенников А.П. Экология растений. М.: Сов. наука, 1950. 375 с.

Шилин П.В. Позднемеловые флоры Казахстана: Систематический состав, история развития, стратиграфическое значение. Алма-Ата: Наука, 1986. 200 с.

Штромберг А.Я. К вопросу о классификации устьичных типов в листьях двудольных растений // Сб. тр. Тбилисск. н.-и. хим.-фарм. ин-та. Вып. VIII. Тбилиси: Тбилисск. н.-и. хим.-фарм. ин-т, 1956. С. 51–67.

ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 4 2011

Baas P. Comparative anatomy of Platanus kerrii Gagnep. // Bot. J. Linn. Soc. 1969. V. 62. P. 413–421.

Baranova M.A. On the laterocytic stomatotype in angiosperms // Brittonia. 1983. V. 35. P. 93–102.

Baranova M.A. Principles of comparative stomatographic studies of flowering plants // Bot. Rev. 1992. V. 58. № 1. P. 49–99.

Barbacka M., van Konijnenburg-van Cittert J.H.A. Sun and shade leaves in two Jurassic species of Pteridosperms // Rev. Palaeobot. Palynol. 1998. V. 103. P. 209–221.

Carpenter R.J., Hill R.S., Jordan G.J. Leaf cuticular morphology links Platanaceae and Proteaceae // Int. J. Plant Sci. 2005. V. 166. N_{2} 5. P. 843–855.

Denk T., Velitzelos D. First evidence of epidermal structures of Ginkgo from the Mediterranean Tertiary // Rev. Palaeobot. Palynol. 2002. V. 120. P. 1–15.

Frumin S., Friis E.M. Liriodendroid seeds from the Late Cretaceous of Kazakhstan and North Carolina, USA // Rev. Palaeobot. Palynol. 1996. V. 94. P. 39–55.

Frumin S., Friis E.M. Magnoliid reproductive organs from the Cenomanian-Turonian of north-western Kazakhstan: Magnoliaceae and Illiciaceae // Plant. Syst. Evol. 1999. V. 216. P. 265–288.

Fryns-Claessens E., Van Cotthem W. A new classification of the ontogenetic types of stomata // Bot. Rev. 1973. V. 39. P. 71–138.

Guignard G., Boka K., Barbačka M. Sun and shade leaves? Cuticle ultrastructure of Jurassic Komlopteris nordenskioeldii (Nathorst) Barbacka // Rev. Palaeobot. Palynol. 2001. V. 114. P. 191–208.

Hartog R.M., Baas P. Epidermal characters of the Celastraceae sensu lato // Acta Bot. Neerl. 1978. V. 27. P. 355–388.

Krassilov V.A., Shilin P.V. New platanoid staminate heads from the Mid – Cretaceous of Kazakhstan // Rev. Palaeobot. Palynol. 1995. V. 85. P. 207–211.

Kürschner W.M. The anatomical diversity of recent and fossil leaves of the Durmast Oak (Quercus petraea Lieblein/Q. pseudocastanea Goeppert) – implications for the use as biosensors of paleoatmospheric CO levels // Rev. Palaeobot. Palynol. 1997. V. 96. P. 1–30.

Kvaček J., Váchová Z. Revision of platanoid foliage from the Cretaceous of the Czech Republic // J. Nat. Mus. Natur. Hist. 2006. V. 175. № 3–4. P. 77–89.

Kvaček Z., Manchester S.R. Vegetative and reproductive structures of the extinct Platanus neptuni from the Tertiary of Europe and relationships within the Platanaceae // Plant Syst. Evol. 2004. V. 244. P. 1–29.

Kvaček, Z., Manchester S.R., Guo Shuang-xing. Trifoliolate leaves of Platanus bella (Heer) comb. n. from the Paleocene of North America, Greenland, and Asia and their relationships among extinct and extant Platanaceae // Int. J. Plant Sci. 2001. V. 162. № 2. P. 441–458.

Maslova N.P. Association of reproductive organs of platanoids (Angiospermae): significance for systematics and phylogeny // Paleontol. J. 2008. V. 42. № 12. P. 1393–1404.

Maslova N.P. A new taxon of infructescence Sarbaicarpa gen. nov. (Hamamelidales) from the Cenomanian-Turonian of the Western Kazakhstan // Paleontol. J. 2009. V. 43. N $_{2}$ 10. P. 1281–1297.

Maslova N.P. Systematics of fossil platanoids and hamamelids // Paleontol. J. 2010. V. 44. № 11. P. 1379–1466.

Maslova N.P., Golovneva L.B., Tekleva M.V. Infructescences of Kasicarpa gen. nov. (Hamamelidales) from the Late Cretaceous (Turonian) of the Chulym-Enisey depression, western Siberia, Russia // Acta Palaeobot. 2005. V. 45. № 2. P. 121–137.

Narita A., Yamada T., Matsumoto M. Platanoid leaves from Cenomanian to Turonian Mikasa Formation, Northern Japan and their mode of occurrence // Paleontol. Res. 2008. V. 12. № 10. P. 81–88.

Pan K.Y., Lu A.M., Wen J. Characters of leaf epidermis in Hamamelidaceae (s. l.) // Acta Phytotaxon. Sin. 1990. V. 28. № 1. P. 10–26.

Rüffle L. Merkmalskomplexe bei alteren Angiospermen – Bluttern und die Kutikula von Credneria Zenker (Menispermaceae) // Palaeontogr. Abt. B. 1968. Bd 123. Liefg. 1–6. S. 123–145.

Shilin P.V. Upper Cretaceous flora of Karakumzholy, northeastern Aral Region // Paleontol. J. 2008. V. 42. № 12. P. 1405–1409.

Stace C.A. Cuticular studies as an aid to plant taxonomy // Bull. Brit. Mus. (Natur. Hist.). Bot. 1965. V. 4. P. 1–78.

Strauss-Debenetti S., Berlyn G.P. Leaf anatomical responses to light in five tropical Moraceae of different successional status // Amer. J. Bot. 1994. V. 81. P. 1582–1591.

Sun B.N., Dilcher D.L., Beerling D.J. et al. Variation in Ginkgo biloba L. leaf characters across a climatic gradient in China // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2003. V. 100. P. 7141–7146.

Tschan G.F., Denk T., Von Balthazar M. Credneria and Platanus (Platanaceae) from the Late Cretaceous (Santonian) of Quedlinburg, Germany // Rev. Palaeobot. Palynol. 2008. V. 152. P. 211–236.

Upchurch G.R. "Evolution of the cuticle in early Angiosperm leaves from the Lower Cretaceous Potomac Group (Atlantic Coastal Plain, U.S.A)". 1981. Faculty Publications-Biology. Paper 9. http:// ecommons.txstate.edu/biolfacp/9

Upchurch G.R. Cuticle evolution in Early Cretaceous angiosperms from the Potomac Group of Virginia and Maryland // Ann. Miss. Bot. Gard. 1984. V. 71. P. 522–550.

Wolfe J.A. Fossil forms of Amentiferae // Brittonia. 1973. V. 25. № 4. P. 334–355.

Wu J., Sun B., Liu Y.S. et al. A new species of Exbucklandia (Hamamelidaceae) from the Pliocene of China and its paleoclimatic significance // Rev. Palaeobot. Palynol. 2009. V. 155. P. 32–41.

Объяснение к таблице XIII

Фиг. 1–8. Ettingshausenia sarbaensis sp. nov., кутикула нижней (фиг. 1–3) и верхней (фиг. 4–8) поверхности листа, СЭМ: 1, 3 – экз. № 419/2, кутикула костальной зоны, вид снаружи; 2 – экз. № 419/2, кутикула костальной зоны, вид изнутри; 4 – экз. № 419/2; 5 – экз. № 417/2; 6 – экз. № 417/34; 7 – экз. № 417/2, вид изнутри; 8 – экз. № 417/34, вид изнутри. Фиг. 1–4 – переходные формы; фиг. 5, 7 – морфотип I; фиг. 6, 8 – морфотип II.

Объяснение к таблице XIV

Фиг. 1–10. Ettingshausenia sarbaensis sp. nov., кутикула нижней поверхности листа, вид изнутри; фиг. 1 – 5, 7, 9 – морфотип I; фиг. 6, 8, 10 – морфотип II, СЭМ: 1 – экз. № 417/2; 2 – экз. № 417/12; 3, 4 – экз. № 417/33; 5 – экз. № 417/12; 6 – экз. № 417/34; 7 – экз. № 417/2, энциклоцитный устьичный аппарат; 8 – экз. № 417/22, неполно амфициклоцитный устьичный аппарат; 9 – экз. № 417/33, латероцитный устьичный аппарат; 10 – экз. № 417/22, парацитный устьичный аппарат.

The New Species *Ettingshausenia sarbaensis* (Angiospermae) from the Cenomanian—Turonian of Western Kazakhstan in Light of the Problem of Classification of Dispersed Cretaceous *Platanus*-like Leaves

N. P. Maslova, P. V. Shilin

Based on morphological and epidermal characters of the leaf, a new species, *Ettingshausenia sarbaensis* sp. nov., from the Cenomanian–Turonian of western Kazakhstan is described. In fossil *Platanus*-like leaves, the unique epidermal structure, with the combination of encyclocytic, laterocytic, and paracytic stomata and the presence of trichomes on one or from two to seven epidermal cells, is shown for the first time. Based on variations in morphological and epidermal characters, two morphotypes corresponding to groups of sun and shade leaves are recognized. The expediency of consideration of dispersed Cretaceous *Platanus*-like leaves within the framework of morphological classification of leaves is discussed.

Keywords: Ettingshausenia, morphology and epidermal structure of leaves, morphological system, Cenomanian–Turonian.

110



ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 4 2011 (ст. Масловой, Шилина)



ПАЛЕОНТОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ № 4 2011 (ст. Масловой, Шилина)