

УДК 561.394.75+57.073(476)

## ИСКОПАЕМЫЕ РЕПРОДУКТИВНЫЕ СТРУКТУРЫ ПАПОРОТНИКА AZOLLA LAMARCK ПОЗДНЕГО КАЙНОЗОЯ БЕЛАРУСИ

И. Д. Климович<sup>1</sup>, Т. В. Якубовская<sup>2</sup><sup>1</sup>Белорусский государственный университет, биологический факультет  
ул. Академика Курчатова, 10, 220045, Минск, Беларусь  
E-mail: posket.klimovich@gmail.com<sup>2</sup>Государственное предприятие «НПЦ по геологии»  
Филиал «Институт геологии»  
ул. Академика Купревича, 7, 220084, Минск, Беларусь  
E-mail: tvyakub@tut.by

Приводятся результаты обобщения материалов по систематике, морфологии и распространению фоссилий репродуктивных структур папоротника *Azolla* позднего кайнозоя Беларуси. Дается описание мегаспоровых комплексов шести видов и вариететов у двух из них, выявленных в результате палеокарпологических исследований, а также таксонов, описанных по палинологическим данным.

**Ключевые слова:** олигоцен, неоген, Беларусь, палеокарпологические исследования, виды *Azolla*, морфология, стратиграфическая приуроченность.

## ВВЕДЕНИЕ

Виды разноспоровых папоротников рода *Azolla* Lamarck известны в палеонтологической летописи Земли с позднего мела [17; 28; 31; 33]. Остатки их репродуктивных структур распространены на территории Евразии, Африки, Северной и Южной Америки в тропических и субтропических областях и в большинстве их местонахождения накладываются на ареалы 6 современных видов: *Azolla filiculoides* Lamarck, *A. cristata* Kaulfuss, *A. microphylla* Kaulfuss, *A. mexicana* Schlechtendal & Chamisso ex Kunze, *A. nilotica* Decaisne & Mettenius и *A. pinnata* R. Brown. Взгляды на объём рода у разных исследователей различаются, некоторые исследователи в качестве самостоятельного вида указывают *A. rubra* R. Brown, иные считают его разновидностью – *A. filiculoides* Lamarck var. *rubra* R. Brown.

*Azolla* – плавающие на поверхности воды гидрофиты, произрастающие ныне в пресноводных водоёмах со стоячей или слабо проточной водой. В современной флоре Европы присутствует инвазивный вид *A. filiculoides*, в природе распространённый в тёплоумеренных и тропических регионах Америки, Азии и Австралии. Многие палеоботаники приводят сведения о его распространении в Европе и Сибири в ископаемом состоянии [17; 28; 35].

Современные виды данного рода включены в две секции: *Azolla* G. H. Mettenius и *Rhizosperma* (Meyen) G. H. Mettenius. Их главное различие – число поплавков в составе мегаспорового комплекса – у *Rhizosperma* 9, расположенных в два яруса и сгруппированных по три: к трём верхним при-

креплены по два более мелких поплавка нижнего яруса; у *Azolla*, как правило, один основной ярус из 3 крупных поплавков. У представителей секции *Azolla* на поверхности массул имеются цепляющиеся выросты, или глохидии. У видов, составляющих секцию *Rhizosperma*, на массах образуются лишённые цепляющихся приспособлений трихомы. У всех *Azolla* в мегасорусе один мегаспорангий, собственно мегаспора одна, три (или девять) других видоизменены в поплавки. В микросорусе обычно большое число микроспорангиев, содержащих 64 или 32 микроспоры, объединенные в массы [12].

На территории Беларуси в континентальных отложениях позднего кайнозоя обнаружены многочисленные остатки репродуктивных структур данного рода в углистых глинах и алевроитах верхнего олигоцена (страдубский и крупнейский горизонты), в глинах, алевроитах, в бурых и сапропелевых углях всего неогена и в глинистых и супесчаных отложениях плейстоцена (рис.). Такая тафономическая приуроченность остатков *Azolla* говорит об обитании видов геологического прошлого, как и современных видов, в стоячих водах озёр, речных заводей и стариц, в медленно текущих водах подпруженных рек.

Широким распространением остатков в ископаемом состоянии на территории Беларуси и определённой стратиграфической приуроченностью видов *Azolla* обусловлена актуальность темы исследования, а цель и задачи данной работы предопределены необходимостью публикации имеющихся сведений и формализации описаний репродуктивных

структур *Azolla* с применением современной терминологии, использованной в работах [17; 29; 34; 30].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Ископаемые остатки мегаспоровых комплексов видов *Azolla*, обсуждаемые в статье, собраны Т. В. Якубовской при изучении флоры позднего олигоцена, неогена и плейстоцена во время работы в бывшем Институте геохимии и геофизики Национальной академии наук Беларуси (1970–2008 гг.). Палеокарпологические коллекции, из которых отбирался материал для изучения, хранятся в приемнике академического института – Институте геологии (в отделе стратиграфии и тектоники), который является филиалом Государственного предприятия «НПЦ по геологии».

При описании морфологии ископаемых мегаспоровых комплексов проводилось их изучение в световом бинокулярном микроскопе МБС-10 и по фотографиям, полученным Т. В. Якубовской на электронном сканирующем микроскопе Jeol ISM-35. В результате опубликованные определения некоторых видов, сделанные при изучении в бинокулярном микроскопе, были изменены. Основой для

переописания мегаспоровых комплексов приняты монографические работы П. И. Дорофеева [11], П. А. Никитина [18; 19] и В. П. Никитина и А. В. Хвалы [17], сведения о современных видах почерпнуты в [12; 29; 30; 31; 34;].

Элементы микросорусов – массулы и микроспоры – описаны палинологом Т. Б. Рыловой как принадлежащие известным или выделенным ею новым видам [20]. Эти описания использованы авторами при характеристике видов, мегаспоровые комплексы которых выявлены вместе с охарактеризованными палинологическими объектами, а также в случаях, когда мы предполагаем их принадлежность к видам, известным по карпологическим остаткам. Для других видов, выделенных Т. Б. Рыловой, приводятся ссылки на их опубликование и некоторые замечания.

В статье даны описания следующих видов: *Azolla poltavica* P. A. Nikitin, *A. interglacialica* P. A. Nikitin, *A. pseudopinnata* P. A. Nikitin с варие-етом *A. pseudopinnata* P. A. Nikitin var. *elegans* Dorofeev, *A. ventricosa* P. A. Nikitin, *A. aspera* Dorofeev с вариететом *A. aspera* Dorofeev var. *sulajensis* Dorofeev, *A. parvula* Dorofeev и показана их стратиграфическая приуроченность (рис.).

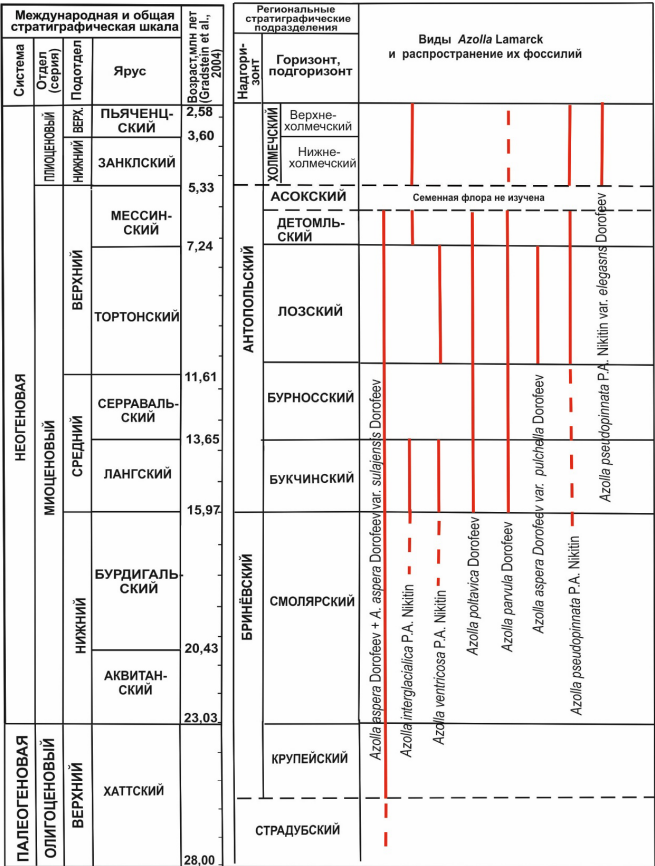


Рисунок – Стратиграфическая схема неогеновых отложений Беларуси [13; 21] и распространение остатков репродуктивных структур *Azolla* Lamarck в отложениях позднего кайнозоя Беларуси

Приводятся сведения о находках остатков *Azolla*, упоминаемых для территории Беларуси без точного определения видовой принадлежности, также о видах неясного систематического положения, описанных по остаткам массул.

В палеокарпологических коллекциях, хранящихся в Институте геологии, есть мегаспоровые комплексы *Azolla* с неточными определениями их видовой принадлежности, и в публикациях об ископаемой флоре территории Беларуси они упоминаются как *Azolla* sp. или как принадлежащие к той или иной секции этого рода. В настоящей статье эти находки не обсуждаются.

В работе использована стратиграфия неогеновых отложений Беларуси согласно схеме, опубликованной в 2010 г. [21], с изменениями и дополнениями 2019 г. [13]. Таксоны выше рода приводятся в соответствии с современной филогенетической систематикой папоротникообразных (PPG) [32].

**Термины, принятые для описания репродуктивных структур *Azolla***

**Вакуолярная стенка (вакуолизированная)** – тип стенки, в которой визуально различаются крупные, беспорядочно расположенные округлые полости.

**Глохидии** – лентообразные выросты массулы, часто имеющие якоревидную вершину (но возможны и другие ее формы) и не связанные с вакуолярной системой протоплазматического плазмодия.

**Инфраспорий** – часть мегаспорового комплекса, включающая собственно мегаспору и кольцообразный пояс вокруг её трёхлучевой вершины, служащий опорой для плавательного аппарата.

**Колпачок** – остатки плёчатого индустия – покрывальце, сохраняющиеся на вершине мегаспорового комплекса и частично прикрывающее поплавки.

**Массулы** – затвердевшее вещество вакуолизированного протоплазматического плазмодия сальвиниевых, в которое погружены микроспоры.

**Мегаспоровый комплекс** – комплекс, сформированный собственно мегаспорой, пояском, плавательным аппаратом и колпачком.

**Плавательный аппарат** – конический или куполовидный супраспорий из трех, девяти или изредка большего числа вакуолизированных поплавков, прикрепленных к расположенной по средней оси колонке из супраспорального войлока.

**Поясок** – кольцообразное разрастание периспория вокруг трёхлучевого рубца мегаспоры, более или менее выступающее над поверхностью инфраспория, гладкое или укрыто войлоком и служащее опорой для плавательного аппарата.

**Супраспорий** – часть мегаспорового комплекса, включающая поплавки, колонку, к которой они прикреплены, и колпачок.

**Трихомы** – нитеобразные заострённые выросты массулы, связанные с вакуолярной системой протоплазматического плазмодия.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Систематика обсуждаемых в данной работе видов и подвидов

Отдел Polypodiophyta Cronquist, Takht. & W. Zimm.

Класс Polypodiopsida Cronquist, Takht. & W. Zimm.

Подкласс Polypodiidae Cronquist, Takht. & W. Zimm.

Порядок Salviniaceae Link

Семейство Salviniaceae Martinov, 1820.

Род *Azolla* Lamarck, 1783.

Секция *Azolla* G. H. Mettenius, 1847

1. *A. poltavica* Dorofeev, 1979.

2. *A. interglacialica* P. A. Nikitin, 1938, 1957.

Секция *Rhizosperma* (E. Meyen) G. H. Mettenius, 1847.

1. *A. aspera* Dorofeev, 1980.

2. *A. aspera* Dorofeev var. *sulajensis* Dorofeev, 1980.

3. *A. ventricosa* P. A. Nikitin ex P. I. Dorofeev, 1980.

4. *A. parvula* Dorofeev, 1980.

5. *A. pseudopinnata* P. A. Nikitin, 1957.

6. *A. pseudopinnata* P. A. Nikitin var. *elegans* Dorofeev, 1980.

Виды неясного положения

1. *A. goretskyi* Rylova, 1980.

2. *A. machnatchae* Rylova, 1980.

3. *A. neogenica* Rylova, 1980.

4. *A. nemanensis* Rylova, 1980.

5. *A. bielorusica* Rylova, 1980.

**Виды и подвиды *Azolla*, определённые по мегаспоровым комплексам при палеокарпологических исследованиях**

Секция *Azolla* G. H. Mettenius

*Azolla poltavica* Dorofeev, 1979

Табл. I, фиг. 1, 1а; табл. III, фиг. 7

*Azolla ucrainica*: Дорофеев, 1969, с. 68, рис. 1, фиг. 1–3; рис. 2, фиг. 7–9.

*Azolla ucrainica*: Махнач, Рылова, 1977, с. 155, табл. I, фиг. 1, 2; табл. II, фиг. 1; Рылова, 1980, с. 98, табл. V, фиг. 1, 2; табл. VI, фиг. 1.

*Azolla poltavica*: Дорофеев, 1979, с. 1269, рис. 3, фиг. 6–13; рис. 8, фиг. 6–18; Якубовская, 1984, табл. I, фиг. 1–3.

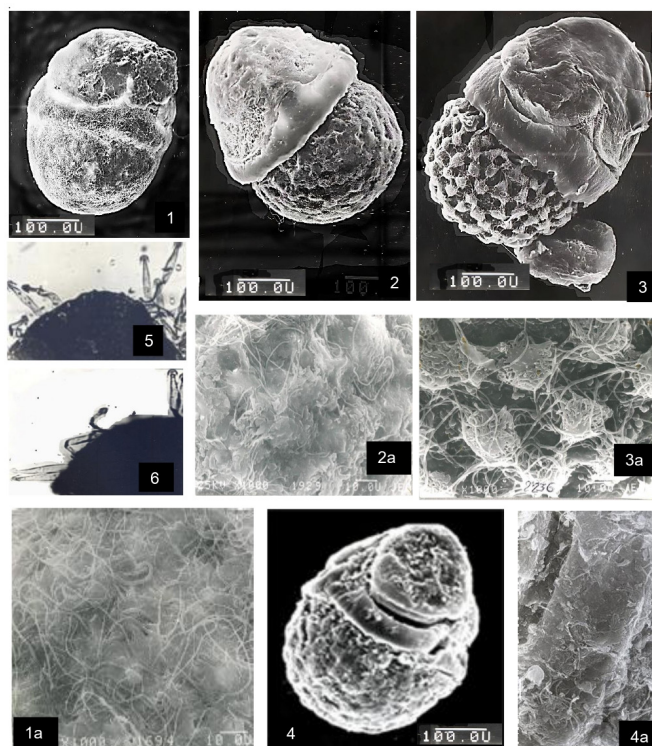
**Описание.** Мегаспоровый комплекс яйцевидный, реже эллипсоидальный, небольших размеров, 0,30–0,35 × 0,20–0,27 мм. Супраспорий и инфраспорий примерно равны по высоте и ширине. Колпачок приплюснутый, куполовидный, часто крепко сросшийся с поплавками. Поясок относительно широкий, плоский или выпуклый. Поплавки с полукруглым нижним краем. Поверхность инфраспория с невысокими бугорками, покрыта негустым войлоком или без него.

Массулы *A. poltavica* описаны Т. Б. Рыловой как *A. ucrainica* [14; 20] по экземпляру мегаспорового комплекса с массулами, определённого Т. В. Якубовской в отложениях среднего миоцена в скв. 120, д. Лозы, на гл. 123,3 м. Эта находка указана в списке флоры из этой скважины по анализам Т. В. Яку-

бовской, приведенным в работах Т. Б. Рыловой [20, с. 48, табл. 7]. В публикациях Т. В. Якубовской [23, с. 66, табл. 3; 24, с. 32, табл. 7], проводившей ревизию карпологических остатков перед опубликованием списков, эта находка не указана, так как была передана Т. Б. Рыловой.

Массулы (табл. I, фиг. 5) округлой, эллипсоидальной или неправильной формы, до 170 × 220 мкм. Диаметр трехлучевых микроспор в среднем 20–30 мкм. Лентовидных глохидий чаще 40, реже меньше, длина их до 65 мкм. Ширина основания глохидий в месте прикрепления к массуле 1–2 мкм, вершина их заканчиваются якоревидным вздутием с изогнутыми внутрь базально-латеральными концами. Перегородки чаще отсутствуют, но у отдельных экземпляров встречаются.

Таблица I – Репродуктивные структуры *Azolla* ex sect. *Azolla*



- 1 – *Azolla poltavica* Dorofeev, мегаспоровый комплекс, дер. Тонеж, скв. 7088, гл. 57,8–59,0 м, средний миоцен:  
1а – периспорий; 2 – *Azolla interglacialica* P. A. Nikitin, мегаспоровый комплекс, дер. Смолярка, скв. 13, гл. 76,0–84,6 м, нижний-средний миоцен: 2а – периспорий; 3 – *Azolla interglacialica* P. A. Nikitin, мегаспоровый комплекс, дер. Микелевщина, скв. 141, гл. 157,7 м, нижний плейстоцен (эоплейстоцен):  
3а – периспорий; 4 – *Azolla interglacialica* P. A. Nikitin, мегаспоровый комплекс дер. Корчёво, обнажение, средний плейстоцен: 4а – поясок; 5 – *Azolla poltavica* Dorofeev, якоревидные глохидии, ×150 [Рылова, 1980, табл. V, фиг. 1];  
6 – *Azolla interglacialica* P. A. Nikitin (?), якоревидные глохидии, ×160 [Рылова, 1980, табл. VII, фиг. 1]

**Замечания.** Вид до 1979 г. приводился под названием *A. ucrainica* Dorofeev [11; 16]. Однако, как было установлено П. И. Дорофеевым, *A. ucrainica* является синонимом к южноевропейскому виду *A. glabra* Dorofeev, распространенному в сармате.

**Палеоэкологическая характеристика.** Встречается в ассоциациях с *Salvinia petri* Dorofeev, *Brasenia pripiatensis* Dorofeev, *Aldrovanda clavata* Dorofeev и др. Вид, очевидно, типичный мезотермофит, на что указывает его появление в термическом

оптимуме среднего миоцена и его вымирание к началу плиоцена.

**Стратиграфическое положение.** Встречается в отложениях среднего и верхнего миоцена.

*Azolla interglacialica* P. A. Nikitin

Табл. I, фиг. 2, 2а, 3, 3а, 4, 4а; табл. III, фиг. 8

*Azolla interglacialica*: П. Никитин, 1938, с. 151, табл. I, фиг. 1–2, 5–6.

*Azolla filiculoides*: Florschütz, 1938, p. 933, pl. XIX.

*Azolla interglacialica*: Якубовская, 1976, с. 225–226, табл. I, фиг. 5, 6.

*Azolla interglacialis*: Velichkevich, Zastawniak, 2006, p. 20, pl. 6, fig. 3–8; pl. 7, fig. 1–6.

*Azolla interglacialica*: Махнач, Рылова, 1977, с. 156, табл. III, фиг. 1; Рылова, 1980, с. 100, табл. VII, фиг. 1,

*Azolla interglacialis*: Якубовская, Литвинюк, Могушко, 2014, с. 192, табл. I, фиг. 13–24.

**Описание.** Мегаспоровый комплекс яйцевидный или эллипсоидальный, размером 0,35–0,45 × 0,30–0,45 мм. Супраспорий по высоте равен или больше инфраспория, обе части комплекса равны по ширине. Колпачок глянцевый, коричневатый или чёрный. Поясок плоский или выпуклый, относительно широкий, гладкий. Поплавки округлые, с остатками индустрии. Поверхность собственно мегаспоры равномерно бородавчато-бугорчатая, реже сетчато-ямчатая, умеренно покрыта инфраспориальным войлоком.

Т. Б. Рыловой приводится описание как *A. interglacialica* единственной массы (табл. I, фиг. 6) из отложений среднего миоцена, вскрытых скв. 120 у д. Лозы на гл. 123,3 м, в которых мегаспоровые комплексы вида не обнаружены. Масса имеет округлую форму, крупная, 268 × 294 мкм. Диаметр трехлучевых микроспор 22–37 мкм. Глохидии длиной до 100 мкм, в среднем 60–80 мкм. Форма их лентовидная, раздутая посередине. Основание узкое, шириной 1–2 мкм. Вершина представлена якоревидным вздутием со слегка изогнутыми внутрь базально-латеральными концами. Перегородки есть в числе до 4 или нет. На изображении фрагмента массы, кроме якоревидных глохидий, виден вырост булавовидной формы, характерный для *A. goretskyi*.

**Замечания.** Мегаспоровые комплексы из неогеновых отложений (табл. I, фиг. 2) мельче плейстоценовых (табл. I, фиг. 3, 4) и отличаются деталями строения – выпуклым поплавком, скульптурой поверхности мегаспоры. Более древние мегаспоровые комплексы определялись первоначально как *A. cf. interglacialica* [26, с. 81, табл. 2, с. 168, табл. II]. В отложениях нижнего плейстоцена встречаются обе формы или формы со смешанными признаками, как в Корчёво.

Ископаемые экземпляры с усохшим плавающим аппаратом, выделенные П. И. Дорофеевым [7, с. 92, рис. 1, фиг. 8–10] в венедской флоре у Гродно, описаны как *A. interglacialica* P. A. Nikitin var. Такая особенность отмечена Т. В. Якубовской у экземпляров в отложениях начала александрийского (лихвинского) межледникового Понеманья [22, рис. 14, табл. 1, фиг. 4–5] и Ф. Ю. Величкевичем при описании мегаспоровых комплексов из раннеплейстоценовой флоры Дворца [2]. Эта разновидность является микротермофитом в противоположность *A. interglacialica* – мезотермофиту собственно межледниковых периодов.

Вид морфологически неотличим от современного вида *A. filiculoides*, ввиду чего многие исследователи считают их синонимами. Однако наша точка зрения стоит в том, что это два разных вида, различающиеся как минимум ареалом и временем появления в пределах Европы.

**Палеоэкологическая характеристика.** Вид *A. interglacialica* отмечен в ассоциациях с большим спектром различных видов, особенно часто с *Salvinia*, *Pilularia*, *Potamogeton*. Мезотермофит, но встречается и в нетипичных для рода термических условиях как микротермофит в тафоценозах совместно с *Dryas octopetala* Linnaeus, *Salix herbacea* Linnaeus, *Betula nana* Linnaeus и других растений тундр и высокогорий [22].

**Стратиграфическое положение.** Вид на территории Беларуси определён разными исследователями в пограничных отложениях нижнего-среднего и всего верхнего миоцена, плиоцена, в плейстоцене – от начала до муравинского межледникового. В отложения голоцена его остатки неизвестны.

**Секция Rhizosperma (Meyen) G. H. Mettenius**  
*Azolla aspera* Dorofeev, 1980

Табл. II, фиг. 2, 2а; табл. III, фиг. 2

*Azolla ventricosa* var. *aspera*: Дорофеев, 1955, рис. 1, фиг. в, г.

*Azolla ventricosa*: Дорофеев, 1959, рис. 1, фиг. 14, 15.

*Azolla aspera*: Дорофеев, 1980, с. 305, рис. 3, 9–17; рис. 4, 1–25; рис. 9, фиг. 6–22; рис. 10, фиг. 1–25.

*Azolla aspera*: Никитин, Хваль, 2011, табл. XI, фиг. 1–4, табл. XII, фиг. 1–12, табл. I, фиг. 7.

**Описание.** Мегаспоровый комплекс эллипсоидальный, параллельно-крайний, размеры наших изученных экземпляров из олигоцена Греска, скв. 23 соответствуют типовым – 0,45–0,62 × 0,30–0,40 мм. Супраспорий и инфраспорий одинаковой высоты, ширина их варьируется. Нижние полавки крупные, трапиевидные с закруглёнными углами, перемычки широкие, сужающиеся кверху. Поясок узкий, прерывистый, с выразительным войлоком или совсем незаметен. Инфраспорий светло-серый, плотно усе-

ян сосочками с отдельными червеобразными выростами.

**Палеоэкологическая характеристика.** Остатки вида *A. aspera* из буроугольных отложений Греска встречены совместно с *Salvinia* sp., *Cariocaidea jugata* (Nikitin) Mai, *Brasenia* sp., *Decoden globosus* (E. M. Reid) P. Nikitin, *Nuphar* sp. и другими водно-болотными растениями [15]. В экологическом отношении принадлежит к теплоумеренной флоре.

**Стратиграфическое положение.** Описанные остатки этого вида приурочены к верхнеолигоцен-

вым отложениям, что позволяет считать его наиболее древним представителем рода на территории Беларуси.

***Azolla aspera* Dorofeev var. *sulajensis* Dorofeev, 1980**

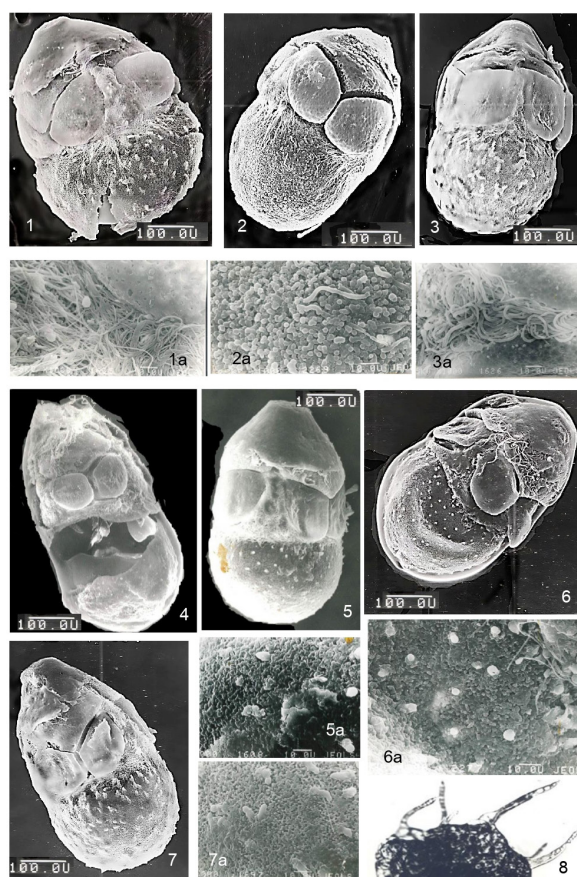
Табл. II, фиг. 3, 3а; табл. III, фиг. 3

*Azolla sulajensis*: Дорофеев, 1968, с. 69, рис. 1, фиг. 10–14; рис. 3, фиг. 1–3.

*Azolla aspera* var. *sulajensis*: Дорофеев, 1980, с. 305, рис. 4, фиг. 11–15; рис. 10, фиг. 1–10.

*Azolla aspera* var. *sulajensis*: Якубовская, 1984, с. 133, табл. I, фиг. 7–9.

Таблица II – Репродуктивные структуры *Azolla* ex sect. Rhizosperma



1 – *Azolla ventricosa* P. A. Nikitin, мегаспоровый комплекс, дер. Лозы, скв. 120, гл. 112 м, верхний миоцен; 1а – войлок на пояске и фрагмент нижнего поплавка; 2 – *Azolla aspera* Dorofeev, мегаспоровый комплекс, дер. Греск, скв. 23, гл. 106,0–106,8 м, верхний олигоцен – нижний миоцен; 2а – периспорий; 3 – *Azolla aspera* Dorofeev var. *sulajensis* Dorofeev, мегаспоровый комплекс, г. Белоозерск, скв. 8, гл. 58,5–70,6 м, средний миоцен; 3а – войлок на пояске, фрагменты нижнего поплавка и периспория; 4 – *Azolla parvula* Dorofeev, мегаспоровый комплекс, дер. Александрово, скв. 303, гл. 84,0–84,4 м, верхний миоцен; 5 – *Azolla pseudopinnata* P. A. Nikitin, мегаспоровый комплекс, дер. Дворец, скв. 7, гл. 29,7–30,5 м, нижний плейстоцен (эоплейстоцен); 5а – периспорий; 6 – *Azolla pseudopinnata* P. A. Nikitin, мегаспоровый комплекс, дер. Лозы, скв. 117, гл. 95,0–95,3 м, верхний миоцен; 6а – периспорий; 7 – *Azolla pseudopinnata* P. A. Nikitin var. *elegans* Dorofeev, мегаспоровый комплекс, дер. Дворец, скв. 7, гл. 29,7–30,5 м, нижний плейстоцен (эоплейстоцен); 7а – периспорий; 8 – *Azolla netanensis* Rylova, массаула с трихомами, характерными для секции Rhizosperma, ×210 [Рылова, 1980, табл. XI, фиг. 1]

**Описание.** Мегаспоровый комплекс эллипсоидальный, 0,45–0,50 × 0,30–0,35 мм. Супраспорий по высоте равен инфраспорию или чуть выше его, у некоторых экземпляров шире инфраспория. Ниж-

ние поплавки крупные, почти квадратные, плоские, верхние частично прикрыты колпачком. Поясок узкий, плоский, прерывистый, супраспорияльный войлок слабо развит, но иногда закрывает поясок.

Поверхность инфраспория светло-серая или светло-коричневая, мелкоточечная, с червеобразными структурами.

**Палеоэкологическая характеристика.** Разновидность встречается в ассоциациях с *Pilularia miocenica* Dorofeev, различными *Salvinia*, *Alisma*, *Potamogeton*, а также с представителями рода *Azolla*: *A. poltavica*, *A. parvula*, *A. aspera*.

**Стратиграфическое положение.** Остатки *A. aspera* var. *sulajensis* выделены в отложениях среднего миоцена, вероятно, распространены гораздо шире. Так как не ясно, все ли остатки, определявшиеся на территории Беларуси до 1980 г. как *A. aspera*, П. И. Дорофеев перевёл в выделенный им вариант *A. aspera* var. *sulajensis*, распространение вида и варианта не удаётся уточнить, что и отражено на рисунке.

**Замечания.** В 1980 г. П. И. Дорофеев опубликовал валидное название ещё одного варианта вида *Azolla aspera* – *A. aspera* Dorofeev var. *pulchella* Dorofeev [11], который прежде описывался как самостоятельный вид *Azolla pulchella* Dorofeev. Именно под этим названием вид приводится Т. Б. Рыловой [20, с. 56, табл. 9] в списке определений П. И. Дорофеевым флоры из отложений, вскрытых скважиной 108 у д. Асоки, образец с гл. 131,90–

132,62 м. В публикации Т. В. Якубовской [24, с. 40, табл. 9] этот единственный экземпляр указан под названием *Azolla aspera* var. *pulchella*, его мегаспоровый комплекс из отложений среднего миоцена остался неизученным с помощью электронного микроскопа.

***Azolla ventricosa* P. A. Nikitin ex Dorofeev, 1980**

Табл. II, фиг. 1, 1а; табл. III, фиг. 1

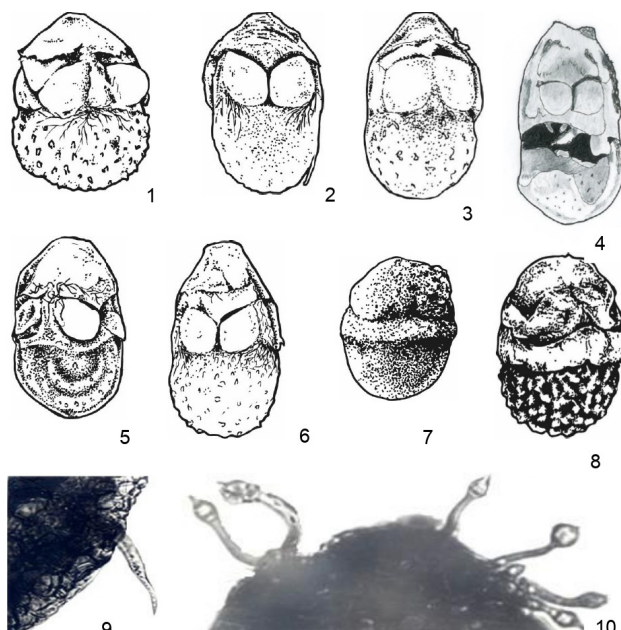
*Azolla ventricosa*: Дорофеев, 1959, табл. I, фиг. 11–13, 16.

*Azolla ventricosa*: Дорофеев, 1980, с. 304, рис. 3, фиг. 1–8; рис. 9, фиг. 1–5.

*Azolla ventricosa*: Никитин, Хваль, 2011 с. 41, 42, табл. XXI.

**Описание.** Мегаспоровый комплекс яйцевидный или эллипсоидальный, короткий, размеры нашего единственного описанного экземпляра 0,48 × 0,31 мм, он приведён как *Azolla* sp.1 в [24, с. 41, табл. 10]. Супраспорий по высоте чуть больше инфраспория. Нижние поплавки средних размеров, округлые и округло-угловатые, раздутые, в полтора раза меньше верхних, прикрытых колпачком до половины. Поясок слабо выражен, прикрыт волокнистыми выростами. Поверхность инфраспория мелкоточечная с червеобразными выростами.

Таблица III – *Azolla* Lamarck: мегаспоровые комплексы и фрагменты массул



- 1 – *Azolla ventricosa* P. A. Nikitin, дер. Лозы, скв. 120, гл. 112 м, верхний миоцен; 2 – *Azolla aspera* Dorofeev, дер. Греськ, скв. 23, гл. 106,0–106,8 м, верхний олигоцен – нижний миоцен; 3 – *Azolla aspera* Dorofeev var. *sulajensis* Dorofeev, г. Белоозерск, скв. 8, гл. 58,5–70,6 м, средний миоцен; 4 – *Azolla parvula* Dorofeev, дер. Александрово, скв. 303, гл. 84,0–84,4 м, верхний миоцен; 5 – *Azolla pseudopinnata* P. A. Nikitin, мегаспоровый комплекс, дер. Лозы, скв. 117, гл. 95,0–95,3 м, верхний миоцен; 6 – *Azolla pseudopinnata* P. A. Nikitin var. *elegans* Dorofeev, дер. Дворец, скв. 7, гл. 29,7–30,5 м, нижний плейстоцен (эоплейстоцен); 7 – *Azolla poltavica* Dorofeev, дер. Тонеж, скв. 7088, гл. 57,8–59,0 м, средний миоцен; 8 – *Azolla interglacialica* P. A. Nikitin, дер. Микелевщина, скв. 141, гл. 157,7 м, нижний плейстоцен (эоплейстоцен); 9 – *Azolla pseudopinnata* P. A. Nikitin (?), фрагмент массулы с трихомой, ×280 [Рылова, 1980, табл. VIII, фиг. 2]; 10 – *Azolla goretskyi* Rylova, фрагмент массулы с булабовидными (копьевидными) трихомами, ×480 [Рылова, 1980, табл. IX, фиг. 1, табл. X, фиг. 1]. Увеличение рисунков в 120 раз

**Замечания.** Возможно, что к этому виду относятся описанные Т. Б. Рыловой фоссилии *A. neogenica* [14, с. 158, табл. IV, фиг. 1; 20, с. 100, табл. VII, фиг. 2]. Массулы овальной формы величиной 118–170 мкм. Трихомы длиной 44 мкм, основание у них широкое, около 30 мкм, заострённая верхушка у некоторых загнута книзу. Количество перегородок в верхней части от 2–3 до 6–7. Диаметр микроспор 19–22 мкм.

В списке флоры, составленном Т. Б. Рыловой [20, с. 48, табл. 7] по анализам Т. В. Якубовской, приводятся для указанной глубины скв. 120 остатки мегаспоровых комплексов *A. cf. ventricosa*, что и служит основанием для высказанного предположения.

При описании вида *A. ventricosa* В. П. Никитин и А. В. Хваль уточняют, что вид был установлен П. А. Никитиным и приводился в многочисленных работах под недействительным названием *A. turgida* Р. А. Nikitin. П. И. Дорофеев опубликовал его описание с названием *A. ventricosa* Р. А. Nikitin [11] без указания голотипа. Поэтому при действительном опубликовании вида [17, с. 41, 42] приведено двойное авторство – *A. ventricosa* Р. А. Nikitin ex Р. І. Dorofeev.

**Палеоэкологическая характеристика.** В регионе остатки вида отмечены в ассоциациях с *Azolla pseudopinnata*, *A. poltavica*, *Pilularia*, *Nymphaea*, различными видами *Salvinia*. Экологически, вероятно, являлся мезотермофитом, о чём свидетельствует присутствие вида в миоцене.

**Стратиграфическое положение.** Согласно уточнённым данным, остатки вида известны в Понеманье и Полесье Беларуси из отложений букчинского и лозского горизонтов среднего миоцена, возможно их присутствие в смолярском горизонте нижнего миоцена.

#### *Azolla parvula* Р. А. Nikitin

Табл. II, фиг. 4; табл. III, фиг. 4

*Azolla parvula*: Дорофеев, 1968, рис. 1, 7–9; рис. 3, фиг. 4–6.

*Azolla parvula*: Дорофеев, 1980, с. 307, рис. 5, фиг. 1–24; рис. 11, фиг. 1–33.

*Azolla parvula*: Якубовская, 1984, с. 33, табл. 7; с. 139, табл. I, фиг. 4–6.

**Описание.** Мегаспоровый комплекс яйцевидный, часто вытянутый по высоте, 0,40–0,55 × 0,28–0,42 мм. Супраспорий и инфраспорий равны по высоте или первый выше и уже второго. Нижние поплавки небольшие, овальные, равны трети верхних. Поясок узкий, плоский или слабовыпуклый. Мегаспора часто измятая или порвана. Поверхность инфраспория с редкими мелкими бугорками.

**Палеоэкологическая характеристика.** Отмечен в ассоциациях почти со всеми встреченными нами

видами *Azolla* (кроме *A. ventricosa*), с *Nymphaea* и различными видами *Salvinia*. Экологически являлся мезотермофитом с некоторыми признаками холодоустойчивости, что доказывается его присутствием как в периоды термических оптимумов, так и пессимумов.

**Стратиграфическое положение.** Вид известен из отложений всего среднего и верхнего миоцена и вероятен в плиоцене.

#### *Azolla pseudopinnata* Р. А. Nikitin

Табл. II, фиг. 5, 5а, 6, 6а; табл. III, фиг. 5, 9

*Azolla pseudopinnata*: Дорофеев, 1956, с. 174, табл. I, фиг. 5–6.

*Azolla pseudopinnata*: Никитин, 1957, с. 89, табл. I, фиг. 12, 13.

*Azolla pseudopinnata*: Дорофеев, 1966, с. 41, рис. 1, фиг. 1–11.

*Azolla tegeliensis*: Velichkevich, Zastawniak, 2006, р. 21, pl. 7, fig. 7, 8; pl. 8, fig. 1–3.

**Описание.** Мегаспоровый комплекс яйцевидный, 0,55–0,6 × 0,32–0,37 мм, иногда параллельно-крайний. Супраспорий по высоте равен инфраспорию, по ширине бывает чуть уже его. Нижние поплавки по размеру средней величины, менее половины верхних, округлые или округло-угловатые. Колпачок светло-серый или коричневатый, частично прикрывает верхние поплавки. Супраспорийный войлок слабо развит. Поясок узкий, плоский, иногда не выражен. Поверхность инфраспория мелкобугорчатая, с редкими червеобразными выростами.

По описанию Т. Б. Рыловой [20, с. 101, табл. VIII, фиг. 1, 2], изучавшей микрофоссилии из отложений среднего миоцена скв. 120, д. Лозы, по массулам с гл. 123,0 м определен вид *A. pseudopinnata* с вопросительным знаком. Обнаруженные массулы полусферической формы, диаметром в среднем 170–250 мкм. На выпуклой стороне массул трихомы отсутствуют, на вогнутой их может быть до 12 длиной до 105 мкм, основание широкое, кверху переходит в нитевидную терминаль шириной до 1,5 мкм. Имеется характерное для трихом беспорядочное множество перегородок. Диаметр микроспор 20–21 мкм.

**Замечание.** Мегаспоровые комплексы, принадлежащие *A. pseudopinnata*, в этих отложениях не обнаружены.

**Палеоэкологическая характеристика.** Вид встречается в ассоциациях почти со всем спектром видов *Azolla*, но наиболее часто, вплоть до квартара, с *A. interglacialica*, с *Nymphaea*, различными видами *Salvinia*, *Potamogeton*, *Pilularia*. Экологически являлся мезотермофитом с явно широким диапазоном толерантности.



верхнего миоцена как вид секции *Azolla* и в литературе больше не упоминается. Мегаспоровые комплексы на данной глубине в разрезе скв. 120 не выявлены.

**Замечания.** По данным П. И. Дорофеева в [24, с. 57, табл. 13], на гл. 100,7–101,35 м в этой скважине обнаружены остатки *A. ex sect. Rhizosperma*. Однако Т. Б. Рылова описала массулы как принадлежащие секции *Azolla* и на приведённой ею иллюстрации они изображены с длинными, узкими глохидиями с выразительной якоревидной вершиной, что и показывает принадлежность их секции *Azolla*. Такие глохидии изображены в работе [17, с. 26 табл. IX, фиг. 7] у вида *A. tomentosa* P. A. Nikitin.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В континентальных отложениях верхнего олигоцена, неогена и плейстоцена, сформировавшихся на территории Беларуси после регрессии последнего морского бассейна, выявлены многочисленные остатки мегаспоровых комплексов и отдельных массул видов *Azolla*. В более древних отложениях поиски ископаемых остатков видов этого рода в регионе не проводились. На основании имеющегося в распоряжении авторов палеокарпологического материала в ископаемой флоре Беларуси показано наличие шести видов *Azolla* и вариантов у двух из них. В статье даны описания *Azolla poltavica* P. A. Nikitin, *A. interglacialica* P. A. Nikitin, *A. ventricosa*

P. A. Nikitin ex P. I. Dorofeev, *A. aspera* Dorofeev с вариантом *A. aspera* Dorofeev var. *sulajensis* Dorofeev, *A. parvula* P. A. Nikitin, *A. pseudopinnata* P. A. Nikitin с вариантом *A. pseudopinnata* P. A. Nikitin var. *elegans* Dorofeev и упоминается о находке оставшегося не изученным варианта *A. aspera* Dorofeev var. *pulchella* Dorofeev (*A. pulchella* Dorofeev). По литературным данным обобщены сведения о видах неясного положения, описанных по массулам палинологом Т. Б. Рыловой.

Использование сканирующего электронного микроскопа для изучения репродуктивных структур видов *Azolla* позволило выявить некоторые важные диагностические признаки и охарактеризовать морфологию остатков ископаемых видов с применением современной терминологии. Авторы сознают, что приведённый в статье материал недостаточен и требуются исследования на обширном материале для более глубокого изучения морфологии, систематики, эволюции и распространения видов *Azolla* на территории Беларуси в геологическом прошлом.

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают глубокую благодарность Алексею Владимировичу Хвалю, кандидату биологических наук, ведущему хранителю коллекций лаборатории палеоботаники Ботанического института РАН, Санкт-Петербург, за бесценные советы и предложения по доработке статьи.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Величкевич, Ф. Ю. Плейстоценовые флоры ледниковых областей Восточно-Европейской равнины / Ф. Ю. Величкевич. – Минск : Наука и техника, 1982. – 239 с.
2. Величкевич, Ф. Ю. Позднеплейстоценовая флора Дворца на Днепре / Ф. Ю. Величкевич. – Минск : Наука и техника, 1992. – 140 с.
3. Дорофеев, П. И. Сарматские растения с рек Тилигула и Ю. Буга / П. И. Дорофеев // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. I. – 1955. – Вып. 11. – С. 144–160.
4. Дорофеев, П. И. О плиоценовой флоре Нижней Камы / П. И. Дорофеев // Сб. «Академику В. Н. Сукачёву к 75-летию со дня рождения». – М. – Л. : Изд-во АН СССР, 1956. – С. 171–181.
5. Дорофеев, П. И. О новых видах *Azolla* для третичной флоры СССР / П. И. Дорофеев // Ботанический журнал. – 1959. – № 12 (44). – С. 1756–1763.
6. Дорофеев, П. И. О миоценовой флоре из окрестностей с. Юровского на Иртыше / П. И. Дорофеев // Ботанический журнал. – 1966. – № 10 (51). – С. 1480–1490.
7. Дорофеев, П. И. О плиоценовой флоре Белоруссии / П. И. Дорофеев // Нижний плейстоцен ледниковых районов Русской равнины. – М. : Наука, 1967. – С. 92–110.
8. Дорофеев, П. І. Про мегаспори *Salvinia*, *Azolla* та *Pilularia* із неогенових відкладів України / П. І. Дорофеев // Український ботанічний журнал. – 1968. – № 6 (25). – С. 63–72.
9. Дорофеев, П. И. Миоценовая флора Мамонтовой горы на Алдане / П. И. Дорофеев. – Л. : Наука, 1989. – 148 с.
10. Дорофеев, П. И. К систематике третичных *Azolla* Lam. из секции *Azolla* Lam. / П. И. Дорофеев // Ботанический журнал. – 1979. – № 9 (64). – С. 1259–1272.

11. **Дорофеев, П. И.** К систематике третичных *Azolla* Lam. из секции *Rhizosperma* Meyen. / П. И. Дорофеев // Ботанический журнал. – 1980. – № 3 (65). – С. 297–310.
12. **Жизнь растений.** Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосеменные растения / Под ред. И. В. Грушевицкого, С. Г. Жилина. – М.: Просвещение, 1978. – Т. 4. – 447 с., ил.
13. **Матвеев, А. В.** Изменения в стратиграфических схемах неогеновых и четвертичных отложений Беларуси в связи с пересмотром границы между системами / А. В. Матвеев, Т. Б. Рылова, С. В. Демидова, Т. В. Якубовская // Докл. НАН Беларуси. – 2019. – № 3 (63). – С. 350–359.
14. **Махнач, Н. А.** Расчленение плиоценовых отложений в стратотипическом разрезе у д. Лозы Новогрудского района Гродненской области по данным спорово-пыльцевого анализа / Н. А. Махнач, Т. Б. Рылова // О границе между неогеном и антропогеном. – Минск: Наука и техника, 1977. – С. 136–192.
15. **Мурашко, Л. И.** Поздний олигоцен Беларуси / Л. И. Мурашко, Т. Б. Рылова, Т. В. Якубовская // Стратиграфия. Геологическая корреляция. – 1998. – Т. 6, № 4. – С. 67–80.
16. **Негру, А. Г.** Раннепонтическая флора южной части Днестровско-Прутского междуречья / А. Г. Негру. – Кишинёв: Штиинца, 1979. – 112 с.
17. **Никитин, В. П.** Репродуктивные структуры *Azolla* в кайнозойе Западной Сибири / В. П. Никитин, А. В. Хваль // Палеоботаника. – 2011. – № 2. – С. 5–90.
18. **Никитин, П. А.** Четвертичные семенные флоры с низовьев реки Иртыша / П. А. Никитин // Тр. Биол. ин-та Томск. гос. ун-та. – 1938. – Т. 5 – С. 143–178.
19. **Никитин, П. А.** Плиоценовые и четвертичные флоры Воронежской области / П. А. Никитин. – М. – Л.: Изд-во АН СССР, 1957. – 200 с.
20. **Рылова, Т. Б.** Палинологическая характеристика неогеновых отложений Белорусского Помеманья / Т. Б. Рылова. – Минск: Наука и техника, 1980. – 214 с.
21. **Стратиграфические** схемы докембрийских и фанерозойских отложений Беларуси: объясн. зап. / под ред. С. А. Кручека [и др.]. – Минск: БелНИГРИ, 2010. – 282 с. + приложение из 15 стратиграфических схем.
22. **Якубовская, Т. В.** Палеогеография лихвинского межледникового Гродненского Помеманья / Т. В. Якубовская. – Минск: Ин-т геол. и геохим. АН БССР. – 1976. – 300 с.
23. **Якубовская, Т. В.** Семенные флоры из нижних слоёв неогеновых отложений белицкой серии / Т. В. Якубовская // Неогеновые отложения Белоруссии. – Минск: Наука и техника, 1982. – С. 62–71.
24. **Якубовская, Т. В.** Очерк неогена и раннего антропогена Белорусского Помеманья (по палеокарпологическим исследованиям) / Т. В. Якубовская. – Минск: Наука и техника, 1984. – 160 с.
25. **Якубовская, Т. В.** Корчёмское межледниковье Беларуси / Т. В. Якубовская, Г. И. Литвинюк, А. Н. Мотузко. – Минск: Изд-во В. Хурсик, 2014. – 161 с. + приложения на 53 с.
26. **Якубовская, Т. В.** Позднекайнозойские флоры района проявления неогенового карста в окрестностях г. Берёзы / Т. В. Якубовская, Т. Б. Рылова // Флора и фауна кайнозоя Белоруссии. – Минск: Наука и техника, 1992. – С. 76–94.
27. **Florschütz, F.** Die beiden *Azolla*-Arten des niederländischen Pleistozäns / F. Florschütz // Mededeel. Bot. Mus. Herb. Rijksuniv // Utrecht. – 1938. – № 49. – P. 932–945.
28. **Collinson, M. E.** Cainozoic ferns and their distribution / M. E. Collinson // Brittonia. – 2001. – Vol. 53, № 2. – P. 173–235.
29. **Gardenal, P.** Morphology and ultrastructure of heterosporous Filicophyta spores from north-west Argentina / P. Gardenal, M. A. Morbelli, G. E. Giudice // Grana. – 2007. – № 46 (2). – P. 65–77.
30. **Martin, A. R. H.** Some structures in *Azolla* megaspores, and an anomalous form / A. R. H. Martin // Review of Palaeobotany and Palynology. – 1976. – № 21 (2). – P. 141–169.
31. **Metzgar, J. S.** Phylogeny and divergence time estimates for the fern genus *Azolla* (Salviniaceae) / J. S. Metzgar, H. Schneider, K. M. Pryer // International Journal of Plant Sciences. – 2007. – № 168 (7). – P. 1045–1053.
32. **Pteridophyte Phylogeny Group.** A community-derived classification for extant lycophytes and ferns // Journal of Systematics and Evolution. – 2016. – № 54 (6). – P. 563–603.
33. **Srivastava, S. K.** *Azolla* from the Upper Cretaceous Edmonton Formation, Alberta, Canada / S. K. Srivastava // Canadian Journal of Earth Sciences. – 1968. – Т. 5, № 4. – С. 915–919.
34. **Sweet, A.** A study of *Azolla pinnata* R. Brown. / A. Sweet, L. V. Hills // American Fern Journal. – 1971. – № 61 (1). – P. 1–13.
35. **Velichkevich, F. Yu.** Atlas of the Pleistocene vascular plant macrofossils of Central and Eastern Europe. Part 1. Pteridophytes and monocotyledons / F. Velichkevich, E. Zastawniak. – Kraków: W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, 2006. – 224 p.

## ВЫКАПНЁВЫЯ РЭПРАДУКТЫЎНЫЯ СТРУКТУРЫ ПАПАРАЦІ *AZOLLA LAMARCK* ПОЗНЯГА КАЙНАЗОЮ БЕЛАРУСІ

І. Д. Клімовіч<sup>1</sup>, Т. В. Якубоўская<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Беларускі дзяржаўны ўніверсітэт, біялагічны факультэт  
вул. Акадэміка Курчатава, 10, 220045, Мінск, Беларусь  
E-mail: posket.klimovich@gmail.com

<sup>2</sup>Дзяржаўнае прадпрыемства «НВЦ па геалогіі»  
Філіял «Інстытут геалогіі»  
вул. Акадэміка Купрэвіча, 7, 220084, Мінск, Беларусь  
E-mail: tvyakub@tut.by

*Прыведзены вынікі абагульнення матэрыялаў па сістэматыцы, марфалогіі і распаўсюджванні фасілій рэпрадуктыўных структур папараці *Azolla* позняга кайназою Беларусі. Апісаны мегаспоровыя комплексы шасці відаў і варыянтаў у двух з іх, выяўлены ў выніку палеакарпалагічных даследаванняў, а таксама таксоны, вызначаныя паводле паліналагічных даных.*

**Ключавыя словы:** алігэцэн, неаген, Беларусь, палеакарпалагічныя даследаванні, віды *Azolla*, марфалогія, стратыграфічная прымеркаванасць.

## FOSSIL REPRODUCTIVE STRUCTURES OF FERN *AZOLLA LAMARCK* OF THE LATE CENOZOIC OF BELARUS

I. Klimovich<sup>1</sup>, T. Yakubovskaya<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Belarusian State University, Faculty of Biology  
10 Akademika Kurchatova St, 220045, Minsk, Belarus  
E-mail: posket.klimovich@gmail.com

<sup>2</sup>State Enterprise State Enterprise "Research and Production Center for Geology"  
Branch "Institute of Geology"  
7 Akademika Kuprevicha St, 220084, Minsk, Belarus  
E-mail: tvyakub@tut.by

*The results of a materials generalization on the taxonomy, morphology and distribution of reproductive structures fossils of the *Azolla* fern from the Belarus Late Cenozoic are presented. A description of megaspore complexes of six types is given and varieties in two of them, identified as a result of paleocarpological studies, as well as taxa described from palynological data.*

**Keywords:** Oligocene, Neogene, Belarus, paleocarpological studies, *Azolla* species, morphology, stratigraphic preferences.